



UNIVERSITE MONTPELLIER II  
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

## THÈSE

présentée pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Discipline : Biologie des populations et écologie

École Doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences,  
Hydrosciences, Environnement

présentée et soutenue publiquement par

**DAKIS-YAOBA OUÉDRAOGO**

le 12 décembre 2011

---

**PRÉDICTION DE LA DYNAMIQUE FORESTIÈRE  
À L'AIDE D'UN MODÈLE MATRICIEL QUI INCORPORE  
LA VARIABILITÉ DE LA RÉPONSE DES ESPÈCES À L'ENVIRONNEMENT :  
Application dans une forêt tropicale humide semi-décidue d'Afrique centrale**

---

JURY :

Mme.	Deborah Clark	Professeur, Université du Missouri-St. Louis	Rapporteur
M.	Marc-Antoine Dubois	Chercheur, CEA	Rapporteur
M.	David Newbery	Professeur, Université de Bern	Examineur
M.	Doyle McKey	Professeur, Université Montpellier 2	Examineur
M.	Jean-Dominique Lebreton	Directeur de recherche, CNRS	Directeur de thèse
M.	Nicolas Picard	Chercheur, CIRAD	Co-directeur de thèse



*À mes deux grand-mères.*



# Remerciements

Une thèse n'a qu'un auteur, mais elle est le fruit d'un travail en partenariat avec de nombreuses personnes, avec qui j'ai beaucoup aimé travailler, et que j'aimerais remercier.

Merci à Nicolas Picard, qui proposé ce sujet de thèse qui m'a passionné pendant 3 ans. Merci pour son accompagnement dans mes travaux, ses conseils, ses encouragements, et sa grande disponibilité malgré la distance entre nos deux bureaux et parfois le manque de connexion internet. Merci également à lui et sa très sympathique famille de m'avoir accueillie pendant cette mission de deux semaines au Gabon.

Merci à Jean-Dominique Lebreton, mon directeur de thèse officiel, qui a toujours veillé régulièrement au bon déroulement de ma thèse. Ses conseils, notamment pour la constitution du jury ou le choix du format de la thèse, ont été précieux.

Merci à Sylvie Gourlet-Fleury, qui a également activement suivi cette thèse et qui m'a transmis sa connaissance et sa passion des forêts tropicales humides. Merci pour cette découverte du dispositif de M'Baïki en République Centrafricaine, et l'aperçu de la complexité de la tâche pour maintenir un tel dispositif.

Merci à Frédéric Mortier, qui a aussi activement suivi cette thèse et qui a fini de me réconcilier avec les statistiques. Merci pour sa patience et sa disponibilité.

Merci à mon comité de thèse, Avner Bar-Hen, Eric Garnier, Olivier Gimenez, Sylvie Gourlet-Fleury, et Frédéric Mortier, dont les commentaires et conseils, autant scientifiques que sur le déroulement de la thèse, m'ont été très utiles.

Cette thèse s'appuie sur un jeu de données uniques pour la région, que j'ai eu plaisir à manipuler même si le design initial m'a engendré quelques frustrations parfois. Merci au projet d'Appui à la Recherche Forestière et ses partenaires financiers (AFD (Agence Française de Développement), CIRAD (Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement), ICRA (Institut Centrafricain de Recherche Agronomique), MEFCPE (Ministère centrafricain des Eaux et Forêts, Chasse, Pêche, chargé de l'Environnement), SCAC/MAE (Service de Coopération et d'Actions Culturelles), et SCAD (Société Centrafricaine de Déroulage)), à Laurent Cerbonney, Emilien Dubiez, Fidèle Baya et les équipes de terrain du dispositif de M'Baïki qui ont participé à la récolte et la mise en forme des données.

J'ai passé trois années de thèse très agréables dans les locaux du CIRAD de Baillarguet, au sein de l'équipe Biens et Services des Ecosystèmes Forestiers tropicaux. Dans cette équipe multidisciplinaire, j'ai presque toujours trouvé des réponses à mes questions, ou une aide sur un problème spécifique. Je tiens à remercier toute l'équipe, pour leur accueil et leur disponibilité avec un merci tout particulier aux membres de l'ex-UR37. Merci à Evelyne Tailhades, pour son amitié et son sourire, et pour m'avoir facilité toutes les

démarches administratives. Merci à Guillaume Cornu pour les astuces R, LaTeX, Windows, et j'en passe, qui plus d'une fois m'as sauvé des griffes de mon ordinateur. Merci à Fabrice Benedet pour la gestion de la base de données, à Vincent Freycon pour son aide lors du travail sur le modèle de réserve en eau du sol, à Nicolas Fauvet pour les cartes du dispositif. Merci également à Adeline Fayolle, pour son énergie, sa passion communicative pour l'écologie, et son expertise en matière d'écologie des communautés.

Merci à Fabrice Benedet, Guillaume Cornu, Véronique Cucchi, Philippe Deleporte, Hélène Dessard, Driss Ezzine De Blas, Christian Fargeot, Denis Gautier, Laurent Gazull, Valery Gond, Sylvie Gourlet-Fleury, Frédéric Mortier, Vivien Rossi, Plinio Sist, Jacques Tassin, Philippe Thaler, Ghislain Vieilledent, pour tous les bons moments passés à la cantine, en pause café, en mission ou en colloque, et ces discussions, scientifiques, politiques, voire historiques, mais toujours sympathiques que nous avons eu.

J'aimerais également remercier les " non-permanents " du CIRAD que j'ai croisé durant cette thèse, mes collègues de bureaux successifs dans la " salle des thésards ", les post-docs, thésards et stagiaires, venus de France et d'ailleurs. Merci à Lucas Mazzei de Freitas, Perrine Burnod, Adeline Fayolle, Isabelle Tritsch, Christelle Gonmadge, Sehen Andriantsaralaza, Sabrina Coste, Thaïs Basso Amaral, Julie Betbeder, Symphorien Ongolo, Tsilavina Randriantseho, Laura Bremond, Pierre Clinquart, Faustin Boyemba, Richard Lokoka, Sarah Audouin, Méthode Nkoua, Manuel Linot, Lucas Bourbier, et tous ceux que j'ai malgré moi oublié de citer ici. Merci pour les échanges toujours riches et les franches rigolades.

Enfin j'aimerais remercier ceux qui m'ont soutenu et m'ont aussi changé les idées durant ce grand marathon qu'est la thèse. Merci à mes amis, avec un clin d'oeil particulier à Jenny, Tatiana et Teresa, Olivier et Lola, Julie, Pierre, Nicol et Hugo. Merci à ma famille adorée, mes parents Odile et Boblé et mes soeurs Améthyste et Virginie, pour leur soutien efficace et inconditionnel. Et merci à Stéphane, pour sa présence à mes côtés.

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>1</b>
1.1	Contexte . . . . .	1
1.2	Objectifs . . . . .	3
1.3	Stratégie . . . . .	3
<b>2</b>	<b>Le dispositif de M'Baïki : des données uniques en Afrique Centrale</b>	<b>5</b>
2.1	Plan expérimental et inventaires . . . . .	6
2.2	Inventaires botaniques . . . . .	7
2.3	Caractéristiques stationnelles et du peuplement du site de M'Baïki : re-définition du plan d'expérience . . . . .	8
2.3.1	Caractéristiques stationnelles . . . . .	8
2.3.2	Caractéristiques du peuplement : les perturbations . . . . .	9
2.3.3	Re-définition du plan d'expérience . . . . .	11
2.3.4	Variables explicatives des processus de la dynamique . . . . .	17
<b>3</b>	<b>Modélisation statistique et méthodes développées</b>	<b>20</b>
3.1	Modélisation de l'abondance des genres botaniques au cours du temps : les modèles linéaires généralisés mixtes . . . . .	20
3.1.1	Prise en compte de la dépendance temporelle . . . . .	21
3.2	Modélisation de la croissance en diamètre, du recrutement et de la mortalité : un modèle de mélange avec pénalisation lasso . . . . .	22
3.2.1	Modélisation . . . . .	22
3.2.2	Modèles de mélange et classification . . . . .	23
3.2.3	Sélection de variables . . . . .	24
3.2.4	Algorithme EM . . . . .	25
3.2.5	Sélection du nombre de groupes . . . . .	26
3.3	Prédiction de la dynamique forestière : un modèle matriciel prenant en compte la variabilité environnementale . . . . .	27
3.3.1	Le modèle de Usher . . . . .	28
3.3.2	Généralisation du modèle de Usher . . . . .	29
3.3.3	Prédiction de la dynamique . . . . .	32
<b>4</b>	<b>Résultats et discussions</b>	<b>35</b>
4.1	La sécheresse modifie la composition floristique . . . . .	35
4.2	Quels processus de la dynamique influencent l'évolution à long-terme du peuplement ? . .	39
<b>5</b>	<b>Conclusion</b>	<b>47</b>
	<b>Bibliographie</b>	<b>51</b>

<b>Annexes</b>	<b>59</b>
<b>A Thinning after selective logging facilitates floristic composition recovery in a tropical rain forest of Central Africa</b>	<b>60</b>
<b>B Tree growth response to drought partly depends on light requirement in a tropical forest of Central Africa</b>	<b>86</b>
<b>C A matrix model to predict the impact of climate change on a semi-deciduous tropical rain forest of Central Africa</b>	<b>122</b>



# Chapitre 1

## Introduction

### 1.1 Contexte

Le devenir des forêts en général, et des forêts tropicales en particulier est devenu l'une des préoccupations majeures de ce 21<sup>ème</sup> siècle : l'Assemblée Générale des Nations Unies a déclaré l'année 2011 "Année Internationale des Forêts" (résolution 61/193).

Ces préoccupations sont justifiées par l'importance que revêtent les forêts pour de multiples acteurs et à de multiples échelles. À l'échelle locale, elles constituent une ressource pour les populations (provision de bois matériau et énergie et de nombreux produits forestiers non ligneux, y compris le gibier) ; à l'échelle nationale elles sont une source de devises grâce à l'exploitation du bois ; à l'échelle régionale et globale, elles sont un réservoir de biodiversité et elles participent à la régulation du climat, en jouant notamment un rôle important dans la régulation de la concentration en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère à travers la séquestration biologique du carbone ([Millennium Ecosystem Assessment, 2005](#)).

L'histoire passée des forêts tropicales humides montre qu'elles ont fortement changé en réponse à des changements climatiques. En Afrique centrale en particulier, ce qui constitue aujourd'hui un bloc forestier d'un seul tenant était au Quaternaire largement fragmenté et couvert de savanes, avec une transition forêt-savane qui a évolué en réponse aux changements climatiques ([Maley, 1989](#); [Leal, 2004](#); [Ngomanda et al., 2009](#)). Pendant les épisodes secs, correspondant à des épisodes glaciaires dans l'hémisphère nord, les forêts étaient cantonnées à des zones de refuge, qui ont laissé leur marque, notamment dans la structuration génétique actuelle des populations ([Born, 2007](#); [Daïnou et al., 2010](#)). L'histoire passée des forêts tropicales laisse présager des changements en réponse au changement climatique global actuel ([Hulme et al., 2001](#)).

Les activités humaines entraînent une augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère qui induit une augmentation des températures moyennes globales, ce qui provoque un changement du climat ([Solomon et al., 2007](#)). En Afrique centrale, des modèles prospectifs sur le devenir des forêts en réponse au changement climatique global ont montré que des changements de biomes importants pourront se produire ([Cao et al., 2001](#); [Hély et al., 2006](#); [Delire et al., 2008](#); [Scheiter and Higgins, 2009](#)).

C'est l'augmentation des températures et l'intensification de la sécheresse qui sont le plus susceptibles de modifier la distribution, le fonctionnement et la composition des forêts tropicales (Clark et al., 2003a; Clark, 2004; Lewis et al., 2004; Phillips et al., 2009; Feeley et al., 2011). Pour prédire les effets potentiels du changement climatique sur les forêts tropicales humides, il faut pouvoir prédire les processus de la dynamique forestière en fonction des facteurs climatiques qui les influencent. Nous nous intéresserons ici plus précisément à l'effet de la sécheresse.

La dynamique forestière résulte des trois processus fondamentaux que sont la croissance, la mortalité et le recrutement. Ces processus déterminent l'évolution des effectifs des espèces composant le peuplement forestier. Le recrutement intègre à lui seul plusieurs processus : il est le résultat de la fructification et de la dispersion des graines issues des arbres mères, puis de l'établissement et de la survie des juvéniles jusqu'à atteindre un seuil de taille à partir duquel ils sont pris en compte dans le peuplement.

Les principaux facteurs de l'environnement qui limitent la croissance sont la disponibilité en lumière, en eau et en nutriments, la lumière étant le facteur limitant le plus important dans les forêts tropicales humides (Baker et al., 2003). Au sein d'un peuplement, les arbres sont donc en compétition pour ces ressources, et développent différentes stratégies d'utilisation (Denslow, 1980 pour la lumière, Jackson et al., 1995 pour l'eau). Ces stratégies résultent de compromis entre acquisition et conservation des ressources, et sont liées à des traits fonctionnels particuliers (Aerts, 1995; Wright et al., 2004). L'utilisation des ressources varie également en fonction du stade de développement des arbres (Oldeman and Van Dijk, 1991; Clark and Clark, 1992).

L'étape préalable à la prédiction de la dynamique en fonction de la sécheresse consiste à caractériser précisément la relation entre sécheresse et processus de la dynamique. Les études sur l'effet de la sécheresse sur la croissance annuelle en diamètre des arbres de forêts tropicales humides ont conduit à des résultats contradictoires. Elles ont montré que l'impact global d'années sèches sur la croissance était soit négatif (Clark et al., 2003b; Nath et al., 2006), soit positif (Clark and Clark, 1994; Condit et al., 2004), soit nul (Nakagawa et al., 2000). Ces études ont également montré que la réponse à la sécheresse variait selon (i) les espèces (Nakagawa et al., 2000; Condit et al., 2004; Nath et al., 2006), (ii) les stades de développement (Nakagawa et al., 2000; Condit et al., 2004; Nath et al., 2006), et (iii) certains facteurs environnementaux autres que la disponibilité en eau, comme par exemple la disponibilité en lumière. Par exemple, l'effet positif des années sèches sur la croissance a été interprété comme un effet potentiel de la réduction du couvert nuageux ayant pour conséquence une augmentation de la luminosité, et donc une augmentation de l'activité photosynthétique (Clark and Clark, 1994; Graham et al., 2003; Condit et al., 2004). Nous appellerons les facteurs (i), (ii) et (iii) des facteurs de confusion de l'effet de la sécheresse.

La sécheresse semble provoquer une augmentation de la mortalité (Laurance et al., 2001; Potts, 2003), notamment chez les arbres de grande taille (Condit et al., 1995; Van Nieuwstadt and Sheil, 2005; Nepstad et al., 2007; Phillips et al., 2010), et le degré de la réponse variant selon les espèces (Condit et al., 1995; Van Nieuwstadt and Sheil, 2005). Cette augmentation de la mortalité est très importante dans les forêts sempervirentes où la saison sèche est habituellement peu marquée (Van Nieuwstadt and Sheil, 2005), et diminue à mesure que le degré de déciduité augmente (Condit et al., 2004). Enfin, la sécheresse semble

provoquer une diminution de la croissance et de la survie des juvéniles, la réponse étant très variable selon les espèces (Veenendaal et al., 1996; Comita and Engelbrecht, 2009).

Très peu de travaux ont intégré ces connaissances pour prédire à long terme l'évolution des peuplements forestiers tropicaux à l'aide de modèles de dynamique forestière décrivant explicitement les différents processus. D'après Hannah et al. (2011), les modèles les plus souvent utilisés pour prédire les effets futurs du changement climatique sur les forêts sont des modèles de dynamique globale de végétation (Scheiter and Higgins, 2009), des modèles de niches (Pearson et al., 2002; Hargrove and Hoffman, 2004; García-López and Allué, 2011), ou encore des modèles de trouées (Solomon, 1986; Pastor and Post, 1988; Prentice et al., 1993; Shao, 1996; Talkkari et al., 1999), modèles généralement basés sur une description fine des processus écophysologiques.

## 1.2 Objectifs

En Afrique Centrale, où le climat pourrait devenir plus sec (Malhi and Wright, 2004), peu d'études ont évalué l'impact de la sécheresse sur les processus de la dynamique forestière. L'objectif de ce travail est de modéliser, quantifier et prédire l'influence de la sécheresse sur ces processus, sur les espèces d'arbres d'un peuplement de forêt tropicale humide semi-décidue, situé près de la ville de M'Baïki en République centrafricaine.

Nous faisons les hypothèses suivantes :

1. l'impact global de la sécheresse sur l'ensemble des processus de la dynamique est négatif ;
2. l'impact de la sécheresse est plus ou moins important selon les espèces, en fonction de leurs caractéristiques fonctionnelles, comme l'appartenance à une guildes de régénération particulière ou encore la phénologie de la feuillaison ;
3. une augmentation de la sécheresse va entraîner à long terme une diminution de la surface terrière et de la densité et un glissement de la composition floristique vers une proportion plus importante d'espèces possédant des traits particuliers.

## 1.3 Stratégie

Nous avons dans un premier temps étudié la variabilité de la réponse des espèces à la disponibilité en lumière, facteur-clé limitant en forêt tropicale (annexe A). Nous avons pour cela utilisé le dispositif expérimental de M'Baïki sur lequel des perturbations contrôlées ont été appliquées conduisant à un gradient de lumière (section 2.3.2).

Dans un second temps, nous avons modélisé l'effet de la sécheresse sur la croissance, la mortalité et le recrutement des arbres, en tenant compte des facteurs de confusion de l'effet de la sécheresse : variabilité de la réponse des espèces, disponibilité en lumière, stade de développement. Pour cela nous avons déterminé des relations entre les trois processus de la dynamique et la sécheresse, la disponibilité en lumière et le stade de développement, les relations étant propres à chaque espèce. Comme les

forêts tropicales ont une forte diversité spécifique, avec beaucoup d'espèces rares pour lesquelles peu d'observations sont disponibles, les paramètres des relations sont difficiles à estimer pour toutes les espèces du peuplement. Pour augmenter le nombre d'observations, la stratégie a donc consisté à regrouper les espèces ayant un comportement similaire. Nous avons développé une méthode originale permettant simultanément de regrouper les espèces selon leur réponse aux facteurs, et d'estimer les paramètres des modèles de croissance, de mortalité et de recrutement, tout en sélectionnant pour chaque groupe d'espèces les facteurs qui influencent significativement le processus de la dynamique considéré (section 3.2). L'article situé en annexe B présente une partie de ce travail centré sur la croissance.

Dans un troisième temps, nous avons intégré ces résultats dans un modèle de dynamique de population structurée en taille, le modèle matriciel de Usher, pour prédire l'évolution à long terme de la surface terrière et de la densité selon des scénarios de sécheresse (annexe C). Nous avons choisi le modèle matriciel de Usher d'une part parce qu'il est très utilisé par les gestionnaires pour prédire la reconstitution du peuplement après l'exploitation, et d'autre part parce qu'il présente un bon compromis entre qualité des prédictions et simplicité de mise en œuvre (principe de parcimonie). En effet, le choix d'une approche matricielle ou d'un modèle plus détaillé (tel qu'un modèle individu-centré) pour modéliser la dynamique forestière en réponse à la sécheresse obéit à un compromis entre le niveau de description que l'on souhaite avoir et la complexité du modèle que l'on est prêt à supporter (Grimm, 1999; Van Nes and Scheffer, 2005). Lorsque les prédictions des modèles matriciels ont été confrontées à celles des modèles individu-centrés, il s'est avéré que les premières n'étaient pas d'une qualité significativement inférieure aux secondes (Gourlet-Fleury et al., 2005; Kokkila et al., 2006; Sable and Rose, 2008). Les modèles matriciels offrent donc un bon rapport entre la qualité de prédiction et le coût de mise en œuvre. De plus, les méthodes de prédiction définies dans la section 3.3.3 établissent un lien direct entre les taux de transition du modèle matriciel et des caractéristiques individuelles telles que la croissance diamétrique ou la probabilité de mourir. Dès lors que ce lien est établi, il n'est conceptuellement pas très différent de construire un modèle matriciel ou un modèle individu-centré.

## Chapitre 2

# Le dispositif de M'Baïki : des données uniques en Afrique Centrale

Le dispositif expérimental, sur lequel se fonde cette étude, est un ensemble de parcelles permanentes mis en place en République Centrafricaine (RCA) entre mars 1981 et avril 1982 au sein de deux forêts tropicales humides semi-décidues, la forêt de Boukoko et la forêt de La Lolé. Ces massifs forestiers se situent près de la ville de M'Baïki (3, 50°N et 18°E), à environ 120 km au sud-ouest de la capitale Bangui (Figure 2.1). L'objectif initial de ce dispositif était d'étudier l'impact, sur la régénération, le recrutement et la croissance des essences commerciales, de l'exploitation forestière et d'un traitement sylvicole complémentaire, l'éclaircie par dévitalisation.

Le dispositif de M'Baïki est la composante centrafricaine d'un ensemble plus large de dispositifs permanents mis en place, dans les années 80 par le CIRAD, sur les zones tropicales des trois continents (Durrieu de Madron et al., 1998a,b). Ces dispositifs ont permis de quantifier les paramètres démographiques de certaines espèces exploitées, et de contribuer à définir les règles d'exploitation en vigueur dans les plans d'aménagements (diamètre minimum d'exploitabilité, intensité d'exploitation, durée de rotation, cf. Durrieu De Madron et al., 1998). En particulier, le dispositif de M'Baïki et des données d'inventaire complémentaires ont alimenté les plans d'aménagement de l'ensemble du massif forestier d'Afrique centrale.

Parmi les dispositifs installés dans le Bassin du Congo, celui de M'Baïki est le plus ancien et le plus important de par sa surface et les efforts d'échantillonnage réalisés (Picard and Gourlet-Fleury, 2008). Il constitue la plus longue série de mesures annuelles de croissance en diamètre, de mortalité et de recrutement en Afrique centrale. Ces données sont donc uniques pour étudier les variations inter-annuelles des processus de la dynamique en relation avec la sécheresse. De plus, comme l'objectif initial du dispositif était d'étudier l'impact de l'exploitation et d'un traitement sylvicole simple (éclaircie), il échantillonne toute une gamme de perturbations conduisant à un gradient de lumière.

## 2.1 Plan expérimental et inventaires

**Le dispositif expérimental** est organisé en blocs (Bedel et al., 1998) : 2 blocs de 3 parcelles dans la forêt de Boukoko et un bloc de 4 parcelles dans la forêt de La Lolé (Figure 2.1). Chacune de ces 10 parcelles disjointes a une superficie de 9 ha (300 m de côté). Parmi ces parcelles, 7 ont fait l'objet d'une exploitation sélective des arbres de plus de 80 cm de diamètre appartenant à 16 espèces commerciales parmi les 40 initialement ciblées pour l'exploitation, entre juillet 1984 et juin 1985. Parmi les 7 parcelles exploitées, 4 ont été éclaircies par dévitalisation des espèces non commerciales de plus de 50 cm de diamètre en juin-juillet 1986 (Tran-Hoang et al., 1987). L'éclaircie a été complétée par un délianage systématique, et pour une parcelle (parcelle 2 du bloc 1) par l'élimination de tous les arbres appartenant à l'espèce *Musanga cecropioides*. Les 3 parcelles restantes sont restées inexploitées et seront utilisées comme parcelles témoins.

Les parcelles qui ont été traitées l'ont été sur l'intégralité de leur surface (9 ha) mais seuls les 4 ha centraux sont mesurés. La zone tampon (5 ha) subissant le même traitement permet de limiter les biais induits par les phénomènes de bordure. Enfin, les parcelles 3 et 4 du bloc 3 ont été partiellement parcourues par un incendie en 1984, et la parcelle 3 a connu un nouvel incendie entre 1996 et 1998.

**Les inventaires forestiers** ont été menés, depuis 1982, tous les ans, excepté en 1997, 1999 et 2001. Les inventaires débutent le plus souvent au mois de mai. Tous les arbres de diamètre  $\geq 10$  cm<sup>1</sup> (diamètre à hauteur de poitrine soit 1.30 m, dhp) sont identifiés, géolocalisés, et leur diamètre est mesuré. Les arbres morts et nouvellement recrutés (dhp passant au dessus de 10 cm) sont également recensés.

Lors des inventaires, la qualité de la mesure de croissance ainsi que le type de mort sont également renseignés. Chaque mesure du diamètre est associée à un code, spécifiant si la mesure est normale (un tronc régulièrement circulaire), si la mesure est prise sur un arbre penché, écorcé, mourant ou encore "ressuscité", ou si le tronc est irrégulier ou avec des contreforts, si l'arbre a une cime cassée, ou encore si la mesure est effectuée après un changement de hauteur de peinture. Quant au type de mort, une distinction est faite entre les arbres morts sur pied, morts brûlés, abattus par les villageois, ou s'il s'agit d'un chablis primaire, ou d'un chablis secondaire. La distinction entre les chablis primaires et secondaires a démarré en 2003 (Gourlet-Fleury, 2003).

Les données issues des inventaires annuels ont servi à calculer l'accroissement en diamètre annuel, défini comme la différence entre le diamètre au temps  $t+1$  et le diamètre au temps  $t$ ; la mortalité naturelle annuelle, définie par le nombre d'arbres morts sur pied, par chablis primaire ou secondaire au temps  $t$ ; et le recrutement annuel, défini par le nombre d'arbres passant au dessus de 10 cm dhp au temps  $t$ . Pour les inventaires biannuels, l'accroissement et le nombre de recrutés ont été divisés par deux, mais pour la mortalité ces données n'ont pas été utilisées.

---

1. En réalité, la taille de précomptage est 310 mm de circonférence à hauteur de poitrine, mais pour pouvoir comparer nos résultats avec ceux obtenus dans des études antérieures, nous l'avons fixée à 10 cm dhp.

## 2.2 Inventaires botaniques

Sur le dispositif, 239 espèces ou morpho-espèces (reconnaissance d'une espèce par un ensemble de caractéristiques morphologiques, mais l'espèce n'est pas déterminée botaniquement) ont été recensées au moins une fois sur les 40 ha au cours des inventaires successifs. Parmi ces 239 espèces, 191 ont été déterminées botaniquement au niveau de l'espèce, 36 espèces ont été identifiées comme morpho-espèces et restent indéterminées, 10 espèces ont été déterminées au niveau du genre et 2 espèces ont été identifiées comme différentes (noms vernaculaires différents) mais ont le même nom botanique. Les deux forêts sont dominées par *Celtis zenkeri* Engl. (Ulmaceae), *Staudtia kamerunensis* var. *gabonensis* (Warb.) Fouilloy (Myristicaceae), *Coelocaryon preussii* Warb. (Myristicaceae), *Garcinia punctata* Oliv. (Clusiaceae), *Carapa procera* DC. (Meliaceae), et *Dasylepis seretii* De Wild. (Flacourtiaceae).

La détermination botanique des espèces du dispositif a été réalisée en deux temps. La description initiale des espèces (en 1982) était concentrée uniquement sur les essences commerciales ou potentiellement commercialisables (40 espèces concernées). Les essences non commercialisables n'ont pas été déterminées et ont été regroupées sous un code essence unique. Une description botanique complète de l'ensemble des espèces présentes sur le dispositif a finalement été réalisée en 1992.

Entre 1982 et 1992, la proportion d'espèces indéterminées reste donc très importante mais diminue progressivement avec le temps. Cette diminution progressive s'explique par l'attribution rétroactive de l'espèce aux arbres encore vivants en 1992. À mesure que l'on remonte dans le temps, la proportion d'arbres ayant survécu jusqu'en 1992 diminue progressivement.

Ce biais lié aux inventaires botaniques a un impact sur la prise en compte de l'effet espèce sur les processus de la dynamique. Ce biais est négligeable pour la croissance, non détecté pour le recrutement, mais important pour la mortalité. En effet, l'information "espèce" des arbres morts avant 1992 n'est plus accessible. Les arbres morts pour une espèce sont donc toujours sous-représentés par rapport aux vivants, ce qui entraîne des taux de mortalité spécifique anormalement faibles, voire nuls pour la période 1982-1992. Les taux de mortalité sont donc fiables, pour cette période, uniquement pour les espèces commerciales. Les mesures de croissance, de mortalité et de recrutement ont toutefois été conservées pour cette période, malgré le biais.

En résumé, pour étudier la variabilité inter-annuelle des processus de la dynamique en relation avec la sécheresse, nous avons conservé les données récoltées sur la période 1982-2008 pour la croissance, sur la période 1982-2008 pour le recrutement (excepté l'année 95-96 qui présente des anomalies), et sur la période 1982-1996 et 2002-08 pour la mortalité (entre 1996 et 2002, les inventaires étaient biannuels, section 2.1). Dans l'étude des variations d'abondance des espèces en fonction des perturbations (annexe A), seules les données à partir de 1992 ont été utilisées.

### Traits des espèces

Un certain nombre de traits ont été attribués aux espèces recensées sur le dispositif, quand l'information était disponible : la guildes de régénération, la phénologie de la feuillaison, la densité du bois, le taux

de croissance maximal et le diamètre maximal. Ces traits nous ont apporté des clés d'interprétation de la réponse des espèces aux facteurs environnementaux.

La guilda de régénération<sup>2</sup> a été attribuée à l'aide de la littérature, selon la terminologie d'Hawthorne (1995). Dans cette terminologie, trois guildes sont distinguées : pionnières, non pionnières demandeuses en lumière (héliophiles dans la suite du texte), ou tolérantes à l'ombre. L'information sur la phénologie de la feuillaison a également été extraite de la littérature, à partir des flores locales. Ces informations ont également été complétées par la connaissance du terrain (J.-L. Doucet, comm. pers.). Les valeurs moyennes de densité du bois des espèces ont été extraites de la base de données du CIRAD sur les propriétés technologiques des bois (<http://tropix.cirad.fr>, Gidoïn, 2010). Pour chaque espèce, nous avons calculé le taux de croissance maximal, qui correspond au 95<sup>ème</sup> percentile de la distribution des accroissements en diamètre observés sur le dispositif, et le diamètre maximum, qui correspond au 95<sup>ème</sup> percentile de la distribution diamétrique observée sur le dispositif et dans les données d'inventaires forestiers réalisés en Afrique Centrale.

## 2.3 Caractéristiques stationnelles et du peuplement du site de M'Baïki : re-définition du plan d'expérience

### 2.3.1 Caractéristiques stationnelles

**Les sols** du dispositif sont à 97% des sols ferrallitiques sur grès-quartzites faiblement à moyennement désaturés. Les 3% restant sont peu évolués non climatiques d'érosion lithique.

Une cartographie des types de sols a été réalisée en 1992 (Ceccato et al., 1992). Toutes les parcelles ont été cartographiées excepté la parcelle 2 de La Lolé (Figure 2.1). Douze types de sols ont été identifiés (Figure 2.2a) : (s1) sols peu évolués non climatiques d'érosion lithique ; (s4x) sols ferrallitiques indurés de surface rouges (s41) ou ocres (s42) ; (s31x) sols gravillonnaires de surface rouges (s311), ocres (312) ou beiges (s313) ; (s32x) sols gravillonnaires de profondeur rouges (s321), ocres (s322), ou beiges (s323) ; et (s2x) sols ferrallitiques typiques profonds rouges (s21), ocres (s22) ou beiges (s23).

Pour des raisons de représentativité, nous avons regroupé les 12 types de sols en 5 catégories sur la base de leur profondeur (Figure 2.2b). Ces profondeurs ont été déterminées à partir de l'étude de 5 fosses creusées par Ceccato et al. (1992) dans 4 types de sols et à partir de la bibliographie (voir section 2.3.4).

**Le relief** varie peu (entre 300 et 400 m), principalement dans la forêt de La Lolé.

**Le climat :** la pluviosité moyenne annuelle est de 1738 mm, la température moyenne annuelle minimale est de 19,6°C et la température maximale est de 30,2°C. Ces données sont issues de la station météorologique de Boukoko distante de quelques kms de M'Baïki. Le climat présente une saison sèche marquée de 3 à 4 mois (novembre-décembre à janvier). La variabilité inter-annuelle des pluies est forte,

---

2. Les guildes de régénération correspondent au *light requirement* dans les trois articles situés en annexes



tant au niveau de la saison des pluies que de la saison sèche (Figure 2.3). Quant à l'évapotranspiration mensuelle moyenne, elle est de 100 mm [min 79, max 121] pour la période 1945-1982 (Franquin et al., 1988).

Les données disponibles et utilisées pour déterminer la relation entre les processus de la dynamique et la sécheresse sont la pluviosité mensuelle (en mm) pour les années 1981 à 1989, et 1994 à 2008. Lorsque la croissance et le recrutement ont été moyennés sur 2 ans (lors des inventaires biannuels), les données de pluviosité ont également été moyennées sur 2 ans.

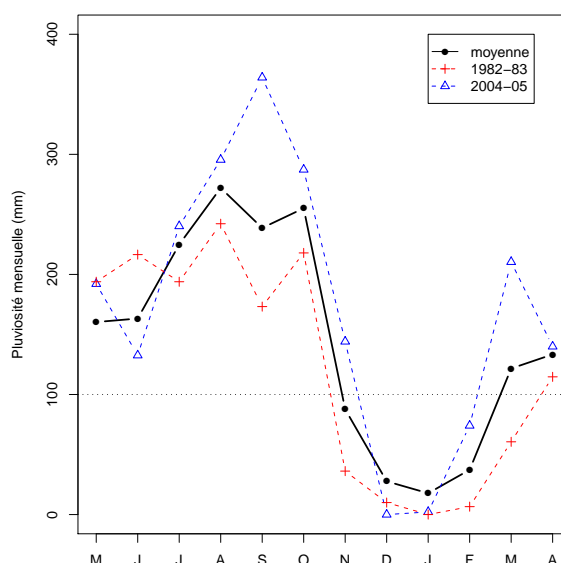


FIGURE 2.3 – Pluviosité mensuelle moyenne, et pluviosité mensuelle observée lors de deux années contrastées (1982-83, l'année la plus sèche et 2004-05, l'année la plus humide).

### 2.3.2 Caractéristiques du peuplement : les perturbations

Le dispositif de M'BAïki a subi quatre types de perturbations anthropiques différentes.

**Exploitation :** L'exploitation a eu lieu entre 1984 et 1985. Seuls les arbres de plus de 80 cm de diamètre appartenant aux espèces commerciales ont été prélevés. En moyenne, l'exploitation a consisté à prélever 4 arbres par hectare, ce qui correspond au maximum des intensités d'exploitation pratiquées dans les concessions forestières d'Afrique centrale qui varient entre 0.7 et 4 ha<sup>-1</sup> (Ruiz Pérez et al., 2005). Cependant les parcelles ont subi des intensités d'exploitation très différentes. L'intensité a varié de 1 à 9 tiges par hectare. Le diamètre moyen des arbres exploités était de 123.5 cm de diamètre et variait de 80.5 cm à 185.6 cm de diamètre. Lors de l'exploitation, 98 arbres ont été prélevés appartenant à 16 essences commerciales.

**Dégâts d'exploitation :** Les dégâts d'exploitation sont liés aux trouées d'abattage et aux pistes de débardage. Les arbres morts par dégâts d'exploitation et par chablis primaires ou secondaires (mortalité

naturelle) ont été initialement regroupés sous le même code lors des premiers inventaires et représentaient une perte de 13.67% de la surface terrière totale, ce qui est cohérent avec l'intensité d'exploitation pratiquée (Durrieu De Madron et al., 2000). Il cumule donc à la fois la mortalité liée aux dégâts d'exploitation et la mortalité naturelle par chablis. Son utilisation reste toutefois un bon indicateur des dégâts d'exploitation, car en moyenne par hectare et par an, le peuplement perd 0.39% de sa surface terrière par chablis (données de mortalité par chablis issues des inventaires suivants).

**Dévitilisation :** L'éclaircie par empoisonnement<sup>3</sup> des arbres de plus de 50 cm de diamètre sans valeur commerciale, qui correspond à une dévitilisation sur pied, a eu lieu deux ans après l'exploitation (entre les inventaires de 1986 et 1987) (Tran-Hoang et al., 1987). L'objectif de cette éclaircie était de favoriser la régénération et la croissance des arbres appartenant aux espèces commerciales tout en empêchant que les arbres éliminés ne provoquent de gros dégâts dans l'environnement local. En moyenne, l'éclaircie a consisté à l'empoisonnement de 21 arbres par hectare et varie de 11 à 42 arbres.

**Feu :** Les parcelles 3 et 4 du bloc 3 (forêt de La Lolé) ont été partiellement parcourues par un feu entre 1982 et 1983. Le diamètre moyen des arbres brûlés est de 19 cm [min 9.5, max 100.9]. La parcelle 3 a également subi un autre passage de feu entre 1996 et 1998.

---

3. arboricide Triclopyr (GARLON 4E 480g/l ester butylglycol)

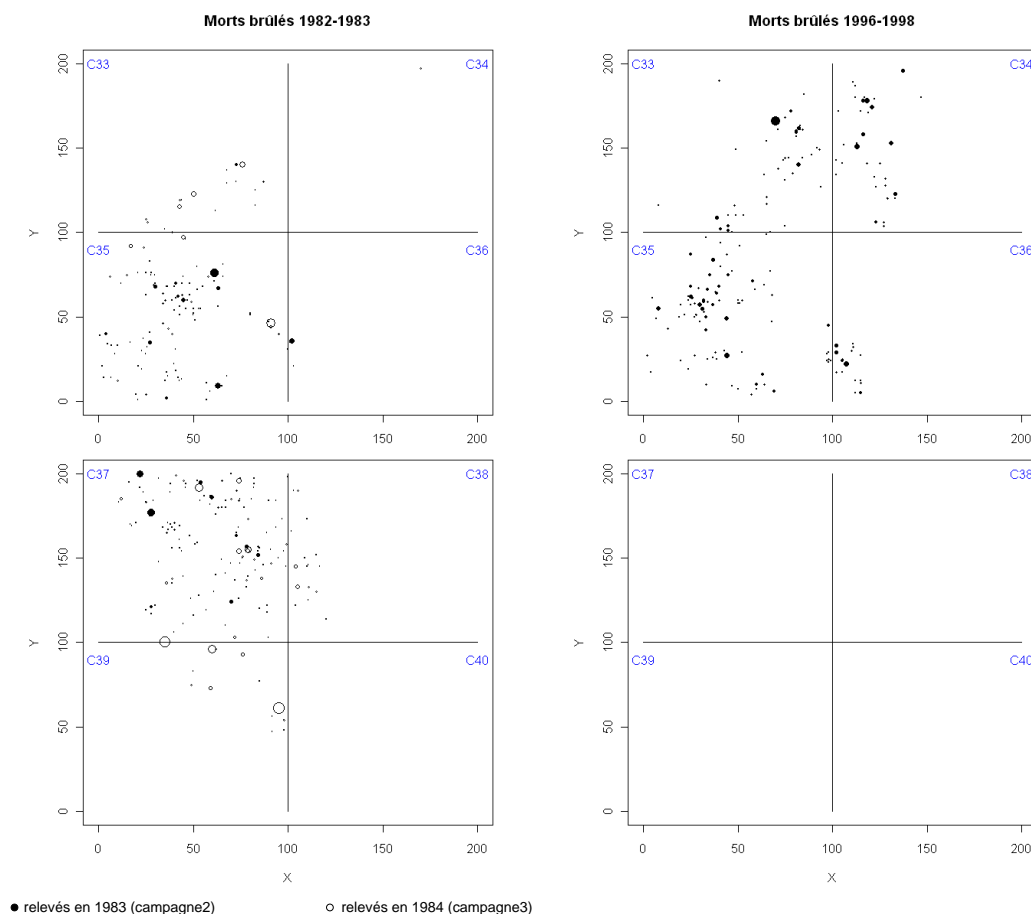


FIGURE 2.4 – Cartographie des arbres brûlés entre 1982 et 1983 et entre 1996 et 1998 sur les parcelles 3 (en haut) et 4 (en bas) de la forêt de La Lolé.

### 2.3.3 Re-définition du plan d'expérience

L'intensité des perturbations dues à l'exploitation, aux dégâts d'exploitation, à la dévitalisation ou encore au feu n'a pas été spatialement homogène sur les parcelles. Par exemple, le feu n'a pas endommagé la totalité des deux parcelles du bloc 3 (Figure 2.4). Nous proposons donc d'affiner l'unité expérimentale en découpant chaque parcelle en quatre carrés de 1 hectare. Les différentes perturbations subies par les 40 carrés de 1 hectare ont été re-calculées et leur intensité déterminée à cette échelle. Pour chacun des 40 carrés de 1 ha, nous avons calculé la surface terrière (en  $m^2/ha$ ) des arbres morts liés à chaque type de perturbation :

- surface terrière perdue entre 1982 et 1983 et entre 1983 et 1984 liée au feu
- surface terrière perdue entre 1984 et 1985 liée à l'exploitation
- surface terrière perdue entre 1984 et 1985 et entre 1985 et 1986 liée aux dégâts d'exploitation
- surface terrière perdue entre 1986 et 1987 liée à la dévitalisation.

Nous avons ainsi obtenu la surface terrière totale perdue suite aux différentes perturbations. Ensuite, nous avons calculé la proportion de surface terrière perdue par rapport à la surface terrière des arbres vivants

en 1982 :

$$\frac{\text{surface terrière des arbres morts entre 1982 et la date de fin de la perturbation}}{\text{surface terrière des arbres vivants en 1982}}$$

où la date de fin de la perturbation dépend du type de perturbation. Par exemple, pour la dévitalisation cette date correspond à 1987 et pour l'exploitation à 1985.

L'objectif étant de dégager des niveaux de perturbation avec répétitions, nous avons regroupé les carrés en 5 catégories, qui constituent 5 traitements. Ces catégories ont été définies (Figure 2.5) en fonction (i) du type d'exploitation, (ii) de l'intensité de chaque perturbation (en effectif et en surface terrière perdue), (iii) de l'intensité totale (somme des perturbations, en surface terrière perdue), et en fonction de (iv) l'accroissement en diamètre annuel moyen et (v) du recrutement annuel moyen du carré, observés les années suivant la perturbation. Ces deux derniers critères nous ont permis d'évaluer l'intensité des perturbations en terme d'impact sur la dynamique du peuplement, pour garantir une homogénéité de la réponse des processus de la dynamique.

Trois parcelles (soit douze carrés de 1 ha) ont été *a priori* exclues des nouveaux traitements définis. Il s'agit des parcelles 3 et 4 de la forêt de La Lolé, où un effet potentiel du feu pourrait se confondre avec l'effet du traitement, et de la parcelle 2 du bloc 1 dans la forêt de Boukoko, où l'éclaircie a été associée à une élimination systématique de tous les arbres appartenant à l'espèce *Musanga cecropioides*, ce qui en fait un traitement différent de l'éclaircie pratiquée dans les autres parcelles.

Les nouveaux traitements sont donc définis de la façon suivante (Tableau 2.1) :

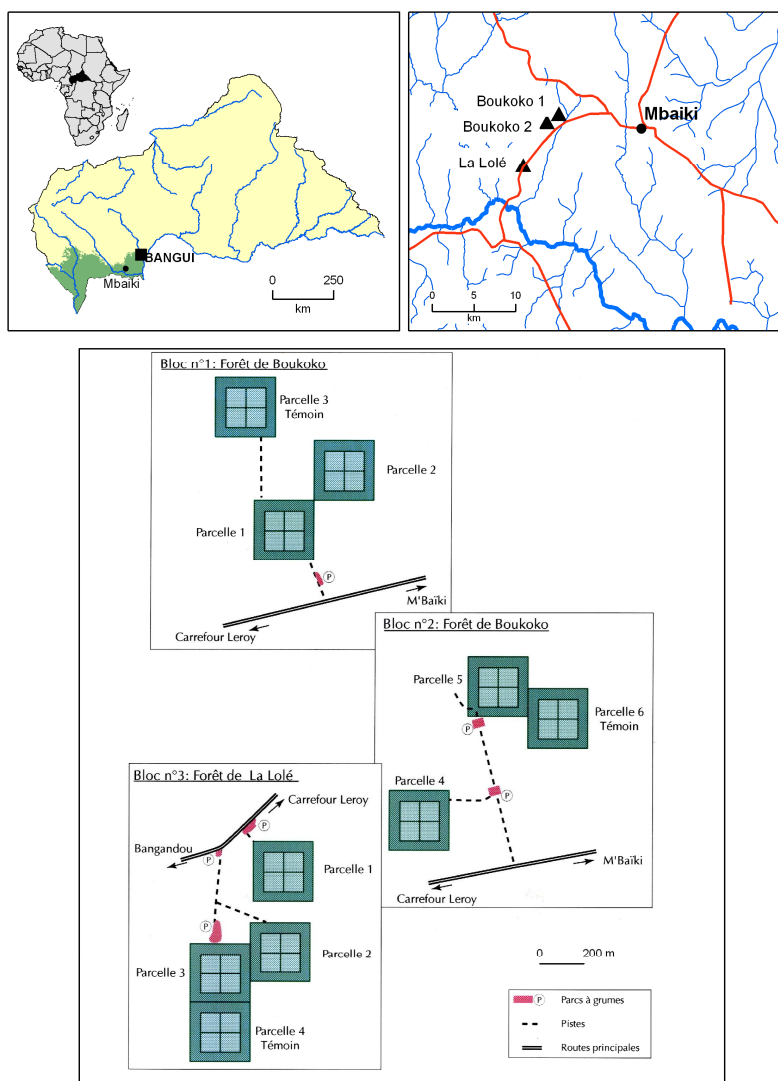
1. Témoin (T) : ce traitement comprend huit carrés situés dans les deux parcelles témoins n'ayant pas été touchées par le feu. Ces carrés témoins sont donc observés dans la forêt de Boukoko mais pas dans celle de La Lolé (Figure 2.5). Le manque de carrés témoins à La Lolé ne permettra donc pas de caractériser les interactions forêt/perturbation.
2. Exploitation faible (E1) : ce traitement comprend trois carrés caractérisés par un prélèvement qui varie entre 5 et 10% de la surface terrière totale des vivants. Ce traitement représente un prélèvement de 2 ou 3 arbres à l'hectare.
3. Exploitation forte (E2) : ce traitement comprend sept carrés caractérisés par un prélèvement variant entre 13 et 21% de la surface terrière totale des vivants. Ce traitement représente un prélèvement de 5 arbres à l'hectare en moyenne (entre 4 et 7 arbres prélevés) .
4. Exploitation faible + dévitalisation forte (E1D2) : ce traitement comprend trois carrés caractérisés, tout comme les carrés associés au traitement E1, par un prélèvement d'environ 10% de la surface terrière totale des vivants, suivi par une dévitalisation qui représente une perte de 14 à 24% de la surface terrière deux ans après le premier traitement (cf section 2.1).
5. Exploitation forte + dévitalisation forte (E2D2) : ce traitement comprend quatre carrés caractérisés, tout comme les carrés associés au traitement E2, par un prélèvement variant entre 13 et 21% de la surface terrière totale des vivants et suivie comme dans le cas de E1D2, par une dévitalisation induisant une perte de surface terrière variant entre 13 et 24% (cf section 2.1).

Tableau 2.1 – Intensité des perturbations exprimée en pourcentage de surface terrière perdue par rapport à la surface terrière des arbres vivants en 1982. Les carrés sont regroupés par niveaux d'exploitation et de dévitalisation. Les seuils des niveaux sont définis arbitrairement : **E** exploitation (**1**) faible (3.5 << 12%), (**2**) forte (12 << 21%), (**3**) très forte (> 21%) ; **D** dévitalisation (**1**) faible (< 13%), (**2**) forte (> 13%) et **T** témoin. Les carrés n'ayant qu'une seule répétition par traitement sont également indiqués.

Traitement	Carrés	Exploitation	Dégâts d'exploitation	Dévitalisation	Total des perturbations
<b>T</b>	9	0	0	0	0
	10	0	0	0	0
	11	0	0	0	0
	12	0	0	0	0
	21	0	0	0	0
	22	0	0	0	0
	23	0	0	0	0
	24	0	0	0	0
<b>E1</b>	2	5.36	2.00	0	7.36
	14	7.92	14.11	0	22.03
	27	9.77	5.76	0	15.53
<b>E2</b>	1	20.09	6.60	0	26.69
	3	14.92	18.36	0	33.28
	13	20.92	12.16	0	33.08
	15	13.79	16.47	0	30.27
	16	13.88	10.70	0	24.58
	26	16.79	10.52	0	27.31
	28	20.46	7.57	0	28.02
	29	17.50	11.53	13.98	43.00
<b>E1D2</b>	17	10.23	5.91	14.24	30.37
	18	11.12	4.15	23.51	38.78
	20	10.22	9.23	22.57	42.02
<b>E2D2</b>	19	14.75	8.79	23.80	47.33
	30	17.22	5.31	16.55	39.08
	32	13.35	2.25	23.30	38.90
<b>Dégâts</b>	4	0	10.07	0	10.07
<b>E3</b>	25	26.03	6.66	0	32.69
<b>E3D1</b>	31	23.21	14.66	7.96	45.82

6. Trois traitements sans répétition : les dégâts d'exploitation (échantillonné par le carré 4), l'exploitation très forte (E3, carré 25), l'exploitation très forte + dévitalisation faible (E3D1, carré 31).

# Dispositif de Mbaïki République Centrafricaine



N. Fauvet CIRAD - UR 105  
Septembre 2011

FIGURE 2.1 – Localisation du dispositif de M'Baïki et plan expérimental initial (Bedel et al., 1998).

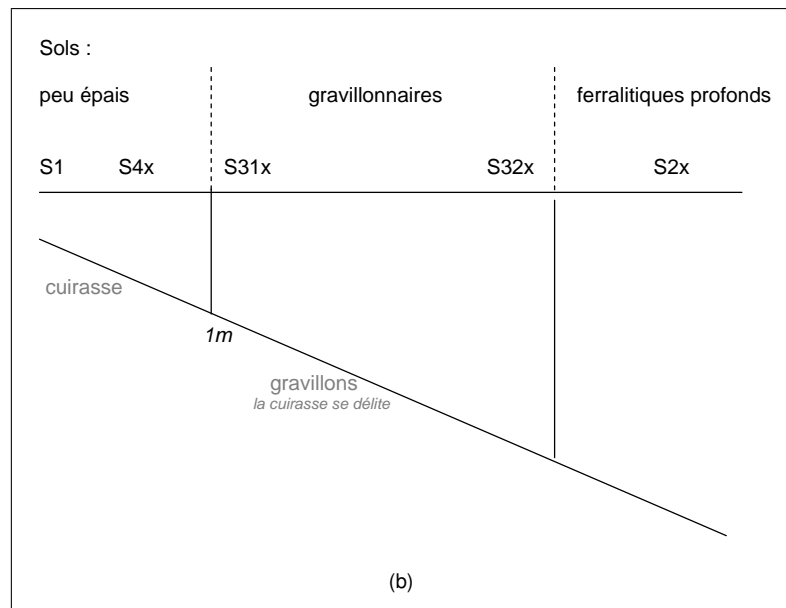
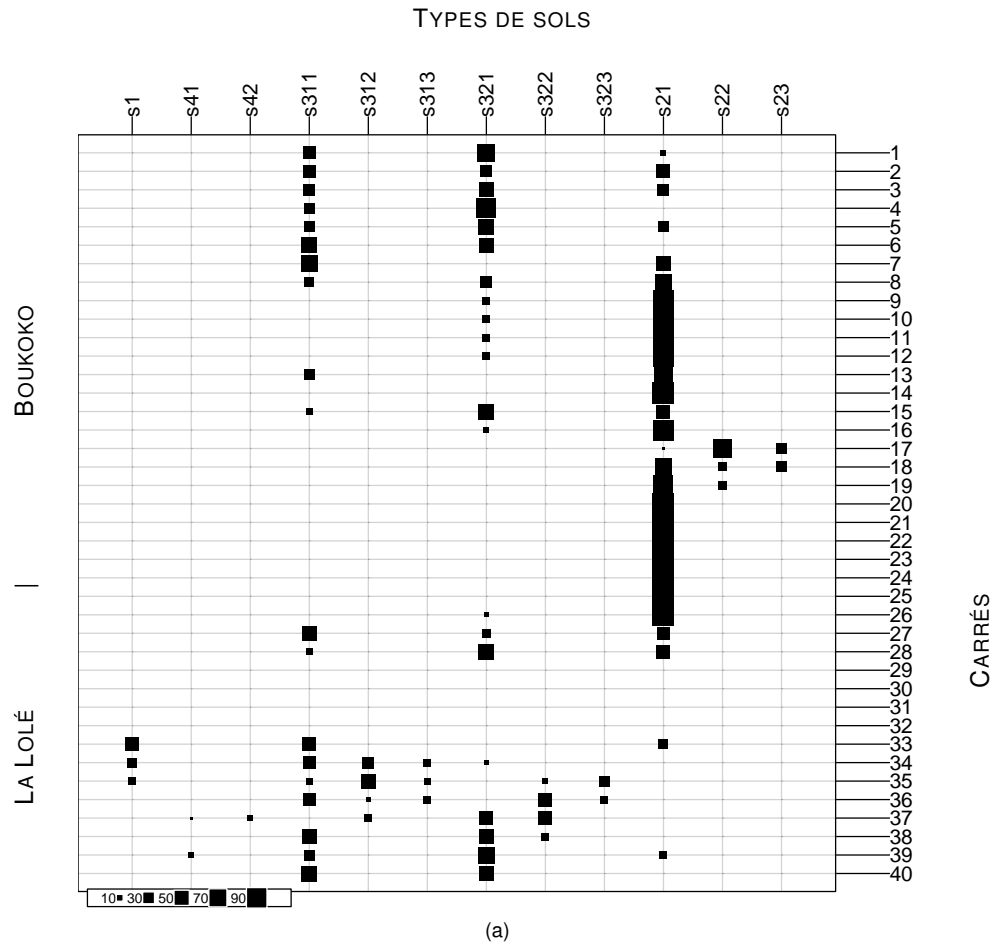


FIGURE 2.2 – (a) Proportion de chaque type de sol (s1 à s23) dans les carrés du dispositif. Les carrés sont numérotés de 1 à 40 (Fig. 2.5), les carrés 1 à 24, et 25 à 40 étant situés dans la forêt de Boukoko et La Lolé respectivement. La taille des carrés noirs représente la proportion de la surface totale du carré (pourcentage d'arbres du carré recensés sur chaque type de sol) (b) Schéma représentant les variations de profondeur en fonction des 5 grandes catégories de sol.

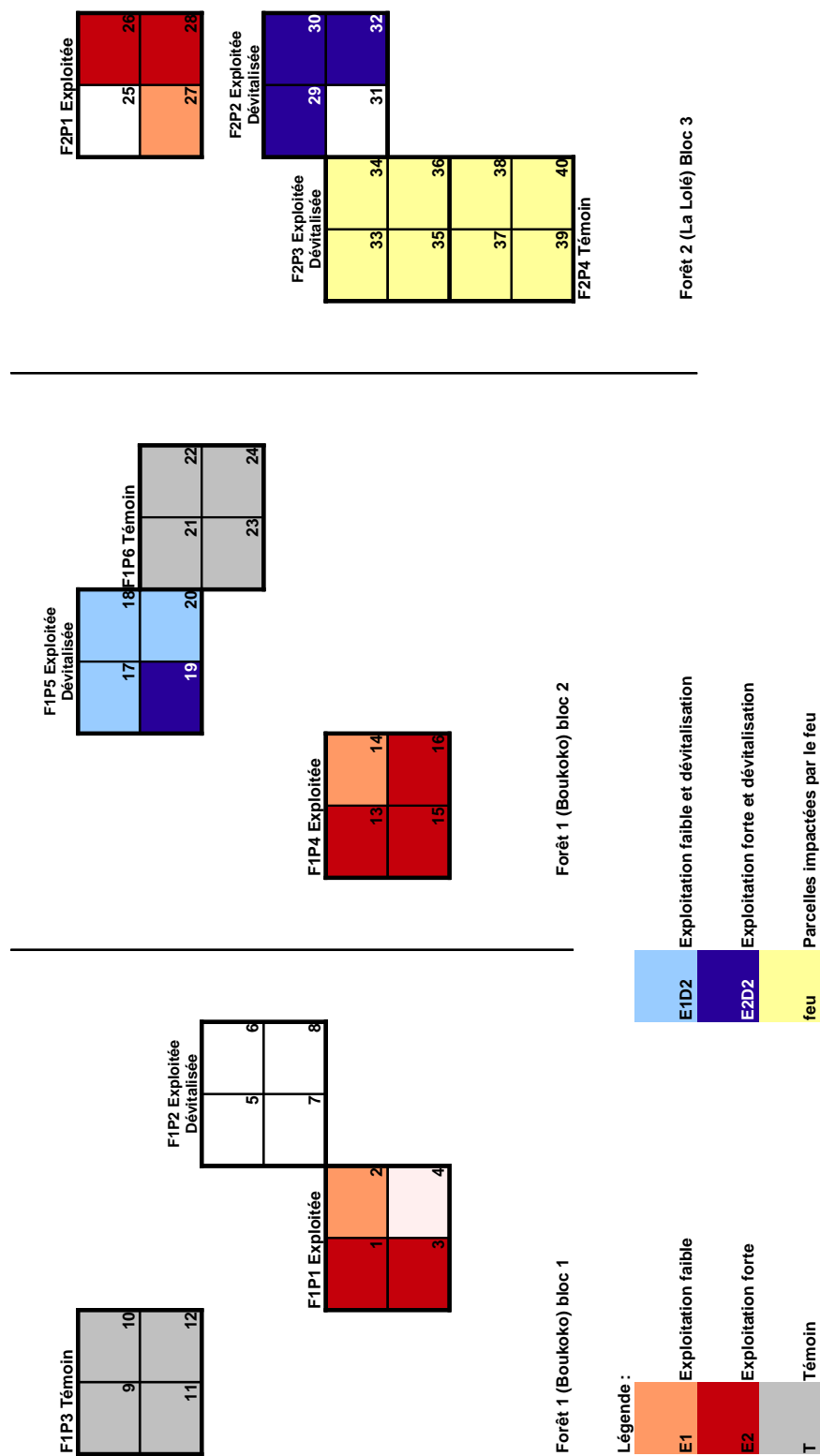


FIGURE 2.5 – Plan expérimental défini *a posteriori* à partir du type et de l'intensité des perturbations.



### 2.3.4 Variables explicatives des processus de la dynamique

L'un des objectifs de ce travail est de quantifier l'influence de la sécheresse sur la croissance, la mortalité et le recrutement des arbres, en tenant compte des facteurs de confusion de l'effet de la sécheresse : la variabilité de la réponse des espèces, la disponibilité en lumière, et le stade de développement. Dans cette section, nous détaillons les indices utilisés pour mesurer la sécheresse, la disponibilité en lumière, et le stade de développement.

#### Mesures de la sécheresse

Pour quantifier l'effet de la sécheresse sur les processus de la dynamique, nous avons construit, à partir des données de pluviosité mensuelle, trois indices de sécheresse : la longueur de la saison sèche (LDS, en nombre de mois), la pluviosité moyenne pendant la saison sèche (RDS, en mm) et le contenu en eau du sol mensuel moyen (MSW, en mm). Ces indices de sécheresse sont annuels. Comme les inventaires débutent le plus souvent au mois de mai, ils sont construits du mois de mai de l'année  $a$  au mois d'avril de l'année  $a + 1$ .

**Longueur et intensité de la saison sèche :** La longueur de la saison sèche correspond au nombre de mois secs, c'est à dire durant lesquels la pluviosité est inférieure à 100 mm (évapotranspiration mensuelle moyenne), et la pluviosité moyenne pendant la saison sèche mesure l'intensité de la saison sèche. La longueur de la saison sèche varie entre 3 et 6 mois secs, et la pluviosité moyenne pendant la saison sèche varie entre 2.73 et 60.32 mm.

**Contenu en eau du sol mensuel moyen :** Bien qu'une littérature abondante existe sur les modèles de réserve en eau, peu de modèles ont été développés pour les forêts tropicales (à l'exception de [Nepstad et al., 2004](#); [Malhi and Wright, 2004](#); [Wagner et al., 2011](#)). Dans cette étude, le contenu en eau du sol mensuel moyen a été estimé à l'aide d'un modèle simple qui décrit les variations temporelles de réserve en eau disponible pour les plantes dans le sol  $SW_t$ , sur un pas de temps mensuel. Ce modèle s'écrit :

$$SW_t = SW_{t-1} + P_t - E_t \quad (2.1)$$

où  $P_t$  est la précipitation et  $E_t$  l'évapotranspiration, en mm. L'évapotranspiration correspond aux variations mensuelles moyennes observées sur la période 1945-1982 ([Franquin et al., 1988](#)). Le calibrage du modèle au temps  $t = 0$  correspond au cœur de la saison des pluies, c'est à dire au mois d'août (Figure 2.3). À ce moment là, la réserve en eau  $SW_{t=0}$  est égale à la capacité maximale du sol de rétention en eau disponible pour la plante (AWC, *Available water capacity*, [Cazemier et al., 2001](#)). À chaque pas de temps,  $SW_t$  est contraint de façon à ne pas être négatif, et à ne pas dépasser la valeur d'AWC. Le modèle est simple car il ne prend en compte ni l'interception des pluies, ni le ruissellement, ni le drainage. Mais ces données sont difficiles à mesurer, et la littérature sur le sujet concerne peu les forêts d'Afrique centrale. Nous faisons l'hypothèse que le drainage est principalement vertical : en effet, il y a peu de variations

topographiques et la couleur des sols qui domine est le rouge (86% des sols), couleur caractéristique de ce type de drainage.

La capacité maximale du sol de rétention en eau disponible pour la plante (AWC) dépend des caractéristiques du sol et de la profondeur d'enracinement. Si l'on considère que la profondeur d'enracinement est constante, cette valeur ne varie pas au cours du temps. [Cazemier et al. \(2001\)](#) ont déterminé l'AWC en mm :

$$AWC = \sum dh_i \times bd_i \times \frac{100 - st_i}{100} \times (\theta_{FC_i} - \theta_{PWP_i}) \quad (2.2)$$

où  $dh_i$  est l'épaisseur de l'horizon  $i$ ,  $bd_i$  la densité apparente de l'horizon  $i$ ,  $st_i$  la teneur en pierres de l'horizon  $i$ ,  $\theta_{FC}$  la quantité d'eau retenue par le sol à la capacité au champ et  $\theta_{PWP}$  la quantité d'eau retenue par le sol au point de flétrissement. La valeur de  $\theta_{FC}$  dépend de la texture du sol selon qu'il est argileux, limoneux ou sableux ([Guennelon, 1994](#)). Les valeurs de  $bd_i$ ,  $\theta_{FC}$  et  $\theta_{PWP}$  ont été déterminées à partir d'échantillons de sol que nous avons prélevés dans chaque horizon des cinq fosses ouvertes sur le dispositif par [Ceccato et al. \(1992\)](#). Pour estimer AWC sur l'ensemble du profil, nous faisons la somme des AWC de chaque horizon, en faisant l'hypothèse que le dernier horizon s'étend uniformément jusqu'à la profondeur d'enracinement ([Nepstad et al., 2004](#)).

La profondeur d'enracinement a été déterminée pour les cinq catégories de sol (voir section 2.3.1) à l'aide des fosses ouvertes sur le dispositif (profondeur observée jusqu'à la roche mère) ou à l'aide de la littérature : la profondeur d'enracinement maximum mesurée dans une forêt tropicale décidue est de  $3.7 \pm 0.5$  m ([Canadell et al., 1996](#)) et dans les forêts tropicales décidues ou sempervirentes, 95% de la biomasse racinaire se situe dans les deux premiers mètres de sols ([Jackson et al., 1996](#)). Les sols peu évolués (s1) et les sols ferraflitiques indurés de surface (s4x) ont une profondeur inférieure à un mètre, les sols gravillonnaires de surface (s31x) ont deux mètres de profondeur, les sols gravillonnaires de profondeur (s32x) trois mètres, et les sols profonds (s2x) quatre mètres.

Nous avons estimé des valeurs d'AWC qui varient, selon les types de sols, entre 19 et 39 mm m<sup>-1</sup>. Ces valeurs sont légèrement inférieures aux valeurs estimées par la FAO pour les sols ferralitiques de République Centrafricaine (50 mm m<sup>-1</sup>, [FAO/IIASA/ISRIC/ISS-CAS/JRC, 2009](#)).

## Mesures de la disponibilité en lumière

La disponibilité en lumière est mesurée de manière indirecte, à l'aide de deux types de variable : (i) une variable globale qualitative qui correspond aux traitements définis dans la section 2.3.3, le traitement témoin représentant le niveau où la disponibilité en lumière est la plus faible, et l'exploitation forte + dévitalisation étant le niveau où la disponibilité en lumière est la plus forte ; et (ii) deux variables quantitatives décrivant la structure du peuplement, la surface terrière (BAst, en m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>) et la densité (Dst, en nombre de tiges ha<sup>-1</sup>). Bien que ces deux indices soient corrélés ( $r = 0.40$ , test de corrélation de Pearson, p-value < 0.05), ils sont utiles ensemble car ils permettent de mieux décrire la structure du peuplement ([Biging and Dobberty, 1995](#)). Par exemple, pour une même surface terrière, une densité forte indique qu'il y a beaucoup de petits arbres, et donc que le sous-bois est dense, tandis qu'une densité faible indique qu'il y

a peu de gros arbres et donc que le sous-bois est dégagé. Ces deux indices sont utilisés pour prendre en compte l'effet de la disponibilité en lumière sur la croissance, la mortalité, et le recrutement des espèces, tandis que les traitements sont utilisés pour étudier les variations d'abondance des espèces.

### **Le stade de développement**

Pour prendre en compte l'effet du stade de développement sur les processus de la dynamique, nous avons utilisé le diamètre ( $D_i$ , en cm) des arbres.

## Chapitre 3

# Modélisation statistique et méthodes développées

L'objectif de ce chapitre n'est pas de faire un état de l'art de l'ensemble des méthodes statistiques que nous avons utilisées mais de présenter celles qui nous semblent originales pour répondre aux questions et hypothèses émises dans la section 1.2. Pour des raisons de lisibilité, ce chapitre suit l'ordre des 3 articles exposés dans les annexes A, B et C.

### 3.1 Modélisation de l'abondance des genres botaniques au cours du temps : les modèles linéaires généralisés mixtes

Pour étudier la variabilité de la réponse des espèces à la disponibilité en lumière, nous avons quantifié l'impact de perturbations d'intensité variable sur l'abondance des genres botaniques. Les espèces ont été regroupées selon leur genre botanique pour limiter les erreurs d'identification des espèces. De plus, les espèces appartenant à un même genre ont souvent un comportement similaire. Nous nous sommes donc intéressés à l'évolution temporelle de l'effectif des genres au sein des carrés (cf section 2.3.3). Une approche classique consiste à modéliser le nombre d'individus pour un genre botanique  $g = 1, \dots, 110$  par une loi de Poisson et de relier l'intensité de cette loi aux effets du traitement, aux temps et aux effets liés aux forêts :

$$\begin{aligned} Y_{git} &\sim \mathcal{P}(\lambda_{git}) \\ \log(\lambda_{git}) &= \alpha_{gj} + \beta_g \times t + \theta_{gf} \end{aligned} \tag{3.1}$$

où  $Y_{git}$  est le nombre d'arbres appartenant au genre botanique  $g$  considéré dans le carré  $i$  à l'instant  $t$ ,  $\mathcal{P}(\lambda)$  désigne la loi de Poisson de moyenne  $\lambda$ ,  $\alpha_{gj}$  l'effet du traitement  $j$  qu'a subi le carré  $i$  (E1, E2, E1D1, E2D2 ou T),  $\beta_g$  le coefficient associé au temps et  $\theta_{gf}$  correspond à l'effet de la forêt  $f$  dans lequel se situe le carré  $i$ . Ces effets sont spécifiques au genre botanique  $g$ . Sous forme matricielle, le modèle 3.1

s'exprime de la façon suivante

$$\begin{aligned} Y &\sim \mathcal{P}(\lambda) \\ \log(\lambda) &= \mathbf{X}\psi \end{aligned} \quad (3.2)$$

où  $\mathbf{X}$  désigne la matrice d'incidence connue associée aux différents effets et  $\psi$  le vecteur des paramètres du modèle constitué des  $\alpha_{gj}, j = 1, \dots, 5$ , du paramètre associé au temps,  $\beta_g$  et des paramètres associés à l'effet forêt  $\theta_{gf}, f = 1, 2$ .

Ce modèle appartient à la famille des modèles linéaires généralisés (GLM) qui offrent un cadre unifié aux méthodes de régression (McCullagh and Nelder, 1989). Ils permettent de prendre en compte différentes formes de distribution de la variable dépendante  $Y$  comme par exemple les lois normale, log-normale, binomiale, poissonnienne ou encore binomiale négative.

Mais ce modèle ne tient pas compte de la dépendance temporelle des observations. Or, il est naturel de supposer que les effectifs mesurés à deux instants différents ne sont pas indépendants. L'utilisation des modèles à effets aléatoires, aussi appelés modèles mixtes, est désormais une approche classique pour modéliser les structures de dépendances comme les dépendances temporelles (Diggle et al., 2003).

### 3.1.1 Prise en compte de la dépendance temporelle

Les modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) constituent un outil puissant pour étudier la variabilité dans une expérience. Dans cette modélisation, les effets aléatoires sont introduits en complément aux effets fixes (Trottier, 1998). Les GLMM (introduits initialement dans le cas linéaire en 1959 pour l'analyse de données de génétique animale par Henderson (Henderson et al., 1959)), sont une extension des GLM classiques où viennent s'ajouter aux effets fixes des effets aléatoires. Actuellement, les modèles mixtes ont des applications dans de nombreux domaines, notamment, en économie, en biologie, en agronomie et en médecine (Verbeke and Molenberghs, 2009; McCulloch et al., 2008).

Dans ce travail, l'unité statistique qui est répétée dans le temps est le carré. Nous avons donc proposé le modèle suivant :

$$\begin{aligned} Y_{it} &\sim \mathcal{P}(\lambda_{it}) \\ \log(\lambda_{it}|b_i) &= \mathbf{X}\psi + b \end{aligned} \quad (3.3)$$

où  $b = (b_1, \dots, b_{25})$  est le vecteur des effets "carré" supposés aléatoires et distribués selon une loi gaussienne :

$$b \sim \mathcal{N}(0, \sigma_b^2 Id)$$

avec  $Id$  la matrice identité. Ainsi nous supposons que deux mesures réalisées dans un même carré sont dépendantes.

L'estimation des paramètres d'intérêt,  $\alpha, \beta, \theta$  et  $\sigma_b^2$  est réalisée par maximum de vraisemblance restreint (REML) (McCulloch et al., 2008). La méthode REML est proche de l'approche par maximum de

vraisemblance. En effet, dans un premier temps, on supprime provisoirement les effets fixes en projetant le modèle sur l'orthogonal du sous-espace vectoriel engendré par les colonnes de  $\mathbf{X}$  (matrice d'incidence des effets fixes du modèle 3.2 et 3.3). Puis, on ne maximise que la partie de la vraisemblance concernant les composantes de la variance. L'estimation par maximum de vraisemblance restreint est en fait l'estimation par maximum de vraisemblance dans le modèle projeté (Trottier, 1998). Après une estimation itérative des composantes de la variance, on estime directement les effets fixes. Cette méthode d'estimation a l'avantage sur la méthode ML de tenir compte de la perte de degrés de liberté occasionnée par l'estimation des effets fixes et conduit à une estimation non biaisée des paramètres. L'estimation a été réalisée à l'aide du package lme4 du logiciel R (R Development Core Team, 2009).

## 3.2 Modélisation de la croissance en diamètre, du recrutement et de la mortalité : un modèle de mélange avec pénalisation lasso

L'un des objectifs principaux du travail était de modéliser et de quantifier (estimer) l'influence de la sécheresse sur les processus de la dynamique, croissance en diamètre, recrutement et mortalité, tout en tenant compte des facteurs de confusion. En raison de la richesse des écosystèmes forestiers tropicaux, il est illusoire de vouloir ajuster un modèle au niveau de l'espèce. La stratégie a été de regrouper les espèces dans des groupes homogènes pour chacun des trois processus séparément. De plus, nous souhaitons sélectionner pour chacun des groupes, les variables explicatives pertinentes. Cette section présente les outils développés ou adaptés pour répondre à ce triple objectif (estimation des paramètres, sélection des variables, formation des groupes d'espèces) en une seule étape.

### 3.2.1 Modélisation

Dans ce travail, nous avons proposé de modéliser, les processus de croissance en diamètre, de recrutement et de mortalité séparément. Pour chaque espèce,  $s = 1, \dots, S$  :

- l'accroissement diamétrique,  $\Delta D$ , est modélisé par un modèle linéaire. Pour un individu  $i$  au temps  $t = 1, \dots, T$  appartenant à l'espèce  $s$

$$\Delta D_{sti} = \mathbf{X}_{ti}^D \beta_s + \varepsilon_s$$

où  $\beta_s$  est un vecteur de longueur 7 des paramètres à estimer,  $\mathbf{X}^D = (\mathbf{X}_{ti}^D)_{t,i}$  est la matrice d'incidence associée à un intercept, au diamètre de l'arbre (dbh) et aux 5 variables explicatives de la croissance telles que définies dans la section 2.3.4 et  $\varepsilon_s$  une variable aléatoire gaussienne de moyenne nulle et de variance  $\sigma_s^2$ .

- le nombre d'individus recrutés  $N_{st}$  de l'espèce  $s$  au temps  $t$  est supposé distribué selon une loi de

Poisson :

$$N_{st} \sim \mathcal{P}(r_{st})$$

$$\log(r_{st}) = \mathbf{X}_t^N \gamma_s$$

où  $\gamma_s$  est un vecteur de longueur 6 des paramètres à estimer,  $\mathbf{X}^N = (\mathbf{X}_t^N)_t$  est la matrice d'incidence associé à un intercept et aux 5 variables explicatives du recrutement telles que définies dans la section 2.3.4.

- la mortalité,  $M_{sti}$ , de l'individu  $i$  au temps  $t$  de l'espèce  $s$  est supposée distribuée selon une loi de Bernoulli :

$$M_{sti} \sim \text{Ber}(m_{sti})$$

$$\text{logit}(m_{sti}) = \mathbf{X}_{ti}^M \alpha_s$$

où  $\alpha_s$  est un vecteur de longueur 7 des paramètres à estimer,  $\text{logit}(x) = \ln[x/(1-x)]$  est la fonction logit, et  $\mathbf{X}^M = (\mathbf{X}_{ti}^M)_{t,i}$  est la matrice d'incidence associé à un intercept, au diamètre de l'arbre (dbh) et aux 5 variables explicatives de la mortalité telles que définies dans la section 2.3.4.

Mais, en raison de la richesse spécifique (239 espèces), de nombreuses espèces sont faiblement représentées. Il n'est donc pas possible d'ajuster ces modèles pour chaque espèce. L'idée a donc été de regrouper les espèces, pour chacun des trois processus séparément, au sein de groupes homogènes tout en tenant compte des variables explicatives. Pour répondre à ce problème, nous nous sommes orientés vers les modèles de régression en mélange.

### 3.2.2 Modèles de mélange et classification

Les approches probabilistes basées sur les modèles de mélange sont de plus en plus utilisées en classification non-supervisée. [Hastie et al. \(2001\)](#) présentent une revue très complète des méthodes existantes. Les modèles de mélange fournissent plusieurs avantages par rapport aux approches heuristiques basées sur des critères métriques tels que les k-means ([MacQueen, 1967](#)), notamment un cadre formel pour résoudre des problèmes pratiques qui se posent en classification, tels que la détermination du nombre de classes ([McLachlan and Peel, 2000](#)) mais aussi l'incorporation de variables explicatives. De plus elles permettent d'estimer l'incertitude associée à la classification. Dans la classification à l'aide de modèles de mélange on suppose que les observations à classer sont issues de plusieurs populations (groupes), chaque population étant caractérisée par une distribution de probabilité. Le choix de la distribution des composantes du mélange se fait en fonction du type de données. Ainsi, dans notre application, les log-vraisemblances du mélange sont définies

- si l'on s'intéresse au processus de croissance ou de mortalité, par

$$\ell(\boldsymbol{\psi}|\mathbf{Y}) = \sum_{s=1}^S \sum_{t=1}^T \sum_{i=1}^{n_{st}} \log \left[ \sum_{k=1}^K \pi_k f(Y_{sti}|\mathbf{X}, \boldsymbol{\psi}_k) \right] \quad (3.4)$$

où soit  $f$  désigne la densité d'une loi Normale et  $Y_{sti} = \Delta D_{sti}$  (cas de la croissance), soit  $f$  désigne la fonction de masse associée à loi de Bernoulli et  $Y_{sti} = M_{sti}$  (cas de la mortalité)

– si l'on se focalise sur le processus de recrutement, par

$$\ell(\boldsymbol{\psi}|\mathbf{Y}) = \sum_{s=1}^S \sum_{t=1}^T \log \left[ \sum_{k=1}^K \pi_k f(N_{st}|\mathbf{X}, \boldsymbol{\psi}_k) \right] \quad (3.5)$$

où  $f$  désigne alors la fonction de masse d'une loi de Poisson.

Dans les deux cas,  $K$  désigne le nombre de groupes,  $\pi_k$  les proportions du mélange,  $S$  est le nombre d'espèce,  $T$  le nombre de pas de temps,  $n_{st}$  le nombre d'arbres de l'espèce  $s$  au temps  $t$  dans le jeu de données de calibration,  $\mathbf{X}$  est la matrice d'incidences ( $\mathbf{X}^D$ ,  $\mathbf{X}^N$  ou  $\mathbf{X}^M$  selon le processus),  $\boldsymbol{\psi}_k$  est le vecteur des paramètres de régression pour le groupe  $k$  (y compris la variance résiduelle dans le cas gaussien), et  $\boldsymbol{\psi} = (\boldsymbol{\psi}_1, \dots, \boldsymbol{\psi}_K)$ .

De plus, nous avons supposé que les variables explicatives pertinentes sont différentes d'un groupe à l'autre de sorte que  $\mathbf{X}$  devrait être indexé par le numéro du groupe :  $\mathbf{X}_k$ . Le choix des variables explicatives est un problème de sélection de variables.

### 3.2.3 Sélection de variables

La question de la sélection de variables a été largement étudiée (Draper and Smith, 1981). Une procédure de sélection classique est celle dite "pas à pas" ou *stepwise*. Celle-ci est une version combinée des procédures ascendante et descendante. À chaque pas, elle permet un réexamen des variables introduites dans le modèle aux étapes antérieures. Elle consiste donc en une sélection ascendante avec une élimination descendante. Néanmoins, une telle approche est lourde et fastidieuse à mettre en place dans le cadre des modèles de mélange (Khalili and Chen, 2007). Tibshirani (1996) a proposé la méthode LASSO (least absolute shrinkage and selection operator). Cette méthode permet d'une part de "rétrécir" les coefficients vers 0 et d'autre part certains coefficients sont annulés exactement. Ainsi, l'estimation et la sélection de variables sont effectuées simultanément. Cette approche consiste à maximiser la vraisemblance pénalisée par la norme  $L_1$  des coefficients de régression. Notons  $\ell(\boldsymbol{\psi}|\mathbf{Y})$  la vraisemblance des données où  $\boldsymbol{\psi}$  est un vecteur de paramètre de longueur  $P$ . Par exemple ici,  $\ell$  coïncidera soit avec la log-densité gaussienne, soit avec le logarithme des fonctions de masse associées aux distributions de Poisson ou de Bernoulli et  $P$  sera le nombre de variables explicatives introduites dans les différents modèles. L'estimateur du maximum de vraisemblance est égal à

$$\hat{\boldsymbol{\psi}}^{ML} = \arg \max_{\boldsymbol{\psi}} \ell(\boldsymbol{\psi}|\mathbf{Y})$$

tandis que l'estimateur LASSO est égal à

$$\hat{\boldsymbol{\psi}}^{Lasso} = \arg \max_{\boldsymbol{\psi}} \ell(\boldsymbol{\psi}|\mathbf{Y}) + \lambda \sum_{p=1}^P |\psi_p|.$$



où  $\lambda$  est un paramètre de régularisation à choisir. Dans les méthodes LASSO, le choix du paramètre  $\lambda$  est classiquement réalisé par validation croisée, mais reste critique. Zou (2006) a démontré que dans certaines conditions l'approche LASSO pouvait s'avérer inconsistante. Pour y remédier Zou (2006) a généralisé cette approche en proposant les méthodes dites LASSO adaptatives (Zou, 2006). Celles-ci supposent que le paramètre  $\lambda$  dépend du paramètre à estimer. L'estimateur LASSO adaptatif est alors égal à :

$$\hat{\psi}^{AdLasso} = \arg \max_{\psi} \ell(\psi|\mathbf{Y}) + \lambda \sum_{p=1}^P w_p |\psi_p|.$$

où les  $w_p$  sont des poids dépendant du paramètre. Différents choix pour les poids sont possibles (Khalili and Chen, 2007). Ainsi, afin de pouvoir grouper les espèces et sélectionner les variables explicatives d'intérêt simultanément, nous proposons d'optimiser la fonction suivante :

$$\hat{\psi} = \arg \max_{\psi} \left\{ \ell(\psi|\mathbf{Y}) + \lambda \sum_{p=1}^P w_p |\psi_p| \right\}$$

où  $\ell$  est défini par l'équation 3.4 pour la croissance et la mortalité et par l'équation 3.5 pour le recrutement.

Les estimateurs et les estimations des paramètres des modèles  $\psi$  et des poids de mélange  $\pi_1, \dots, \pi_K$  ne sont pas disponibles analytiquement. Nous avons alors adapté un algorithme EM.

### 3.2.4 Algorithme EM

L'algorithme EM (Expectation-Maximization), introduit par Dempster et al. (1977), est un algorithme itératif d'estimation qui permet d'obtenir les estimateurs des paramètres dans les problèmes à données incomplètes pour lesquels l'approche classique d'estimation n'est pas toujours envisageable. La notion de données incomplètes couvre de très nombreuses situations : données manquantes, données censurées, effets aléatoires ou variables latentes (Dempster et al., 1977).

L'idée fondatrice de cet algorithme est basée sur le fait que si la variable dépendante  $Y$  peut être complétée par une variable aléatoire  $Z$  alors il existe une solution simple au problème de l'estimation des paramètres  $\psi$ . Ainsi, l'algorithme EM consiste à associer à un problème aux données incomplètes un problème aux données complètes pour lequel une solution simple existe.

L'algorithme EM se décompose à l'itération  $k$  en une succession de deux étapes : l'étape E (Expectation) et l'étape M (Maximisation). L'étape E consiste à concevoir un problème aux données complètes tel que l'espérance de la log-vraisemblance des données complètes conditionnellement aux données observées soit manipulable. Soit  $Q(\psi|\psi^{(k)})$  l'espérance de la log-vraisemblance des données complètes à l'itération  $k$  conditionnellement aux données observées, en utilisant la valeur courante estimée  $\psi^{(k)}$ . L'étape M consiste à maximiser la quantité  $Q(\psi|\psi^{(k)})$ . Les étapes E et M sont répétées jusqu'à la convergence de l'algorithme. Les propriétés de l'algorithme EM et les critères de convergence sont décrites dans Dempster et al. (1977).

Dans le problème spécifique à ce travail,  $Y$  désigne soit l'accroissement diamétrique, soit la mortalité, soit le recrutement, tandis que les variables cachées  $Z$  représentent le vecteur de l'assignation des es-

pèces aux groupes. Ainsi, l'algorithme EM fonctionne de la façon suivante : la probabilité qu'une espèce  $s$  appartienne à un groupe  $k$  (probabilité *a posteriori*) est estimée sachant les données et les paramètres  $\psi$ . Ensuite, pendant l'étape M, on maximise, sachant les probabilités d'appartenance aux groupes de chacune des espèces, les log vraisemblances pénalisées présentées précédemment ce qui permet d'effectuer la sélection des variables explicatives pertinentes. Dans la dernière étape on met à jour les proportions de mélanges  $\pi_k$ . On réitère ces étapes jusqu'à ce que la différence de vraisemblance du modèle entre deux itérations successives soit inférieure à un seuil de  $10^{-10}$  que nous avons fixé. L'algorithme est initialisé en partant d'une classification aléatoire des espèces dans les groupes. Il faut noter que pour classer les espèces et non les arbres, le modèle présente une contrainte : deux arbres appartenant à la même espèce ont la même probabilité d'appartenir au groupe  $k$ . En d'autres termes, l'unité d'observation est l'arbre mais l'assignation aux groupes se fait au niveau de l'espèce, ce qui correspond à un problème de données multi-niveaux. L'algorithme EM doit être ajusté pour tenir compte de ces données à deux niveaux (arbres et espèces). Enfin, une fois que l'algorithme a convergé, les espèces sont affiliées au groupe dont la probabilité *a posteriori* est maximale (Maximum A Posteriori, MAP).

### 3.2.5 Sélection du nombre de groupes

Les méthodes présentées dans les paragraphes précédents supposent que le nombre  $K$  de groupes est connu. Pour chaque processus démographique et pour un nombre  $K$  de groupes variant de 1 à 15, un modèle de mélange a été ajusté. Il s'agit à présent de sélectionner le meilleur nombre de groupes entre 1 et 15. La sélection du nombre de groupes est une étape clé dans les modèles de mélanges. De nombreux auteurs se sont penchés sur cette question (Biernacki et al., 2000). Pour sélectionner le "meilleur" mélange en terme de nombre de groupes, un critère de choix de modèle tel que le critère AIC ou BIC a été proposé. Néanmoins, ces deux critères ont tendance à surestimer le nombre de groupes. Ils ne tiennent pas compte de la qualité de la classification. Biernacki et al. (2000) ont spécialement développé l'ICL (*Integrated Completed Likelihood*) pour évaluer un modèle de mélange dans le cadre d'une classification non supervisée :

$$\text{ICL} = \ell(\mathbf{Y}, \hat{Z}|K, \hat{\psi}) - \frac{p}{2} \log(n)$$

où  $p$  est le nombre total de paramètres estimés (paramètres de régression, mais aussi poids de mélange),  $n$  est le nombre total d'observations  $\mathbf{Y}$  utilisées pour calibrer le modèle,  $\ell$  est la log-vraisemblance du modèle de mélange,  $\hat{Z}$  est le MAP de  $Z$  et  $\hat{\psi}$  est l'estimation LASSO de  $\psi$ . Ce critère est très proche du critère BIC (*Bayesian Information Criterion*). La différence entre les deux est que le critère BIC est basé sur la vraisemblance intégrée des données observées tandis que le critère ICL est basé sur la vraisemblance intégrée des données complètes (données observées et classification) qui inclut une pénalité représentant la qualité de séparation des groupes. Le modèle retenu est celui avec la plus faible valeur d'ICL, étant à la fois le plus explicatif et le plus parcimonieux en terme de nombre de groupes.

### 3.3 Prédiction de la dynamique forestière : un modèle matriciel prenant en compte la variabilité environnementale

Contrairement aux modèles présentés aux sections 3.1 et 3.2, qui sont des modèles d'inférence statistique calibré sur des données, le modèle dont il est question ici est un modèle de dynamique de population. Le mot "modèle" est donc à prendre dans son acception écologique dans cette section, alors qu'il était à prendre dans son acception statistique dans les sections précédentes.

Pour modéliser la dynamique des forêts plusieurs types de modèles ont été développés. Une première distinction entre les modèles consiste à différencier d'une part les approches empiriques qui modélisent la croissance des arbres ou du peuplement à l'aide de relations descriptives, et d'autre part les approches mécanistes qui modélisent la croissance à partir des besoins des espèces et des conditions de croissance (relations fonctionnelles). Une seconde distinction entre les modèles se base sur trois critères (Porté and Bartelink, 2002) : (i) le niveau d'organisation (l'unité est l'arbre ou le peuplement), (ii) la dépendance à l'espace, et (iii) la prise en compte de l'hétérogénéité du peuplement (Figure 3.1). Le choix d'un modèle de dynamique forestière relève donc d'un compromis entre le niveau de description de la forêt et la complexité du modèle. De ce point de vue, les modèles de distribution présentent un bon compromis entre qualité des prédictions et simplicité de mise en œuvre.

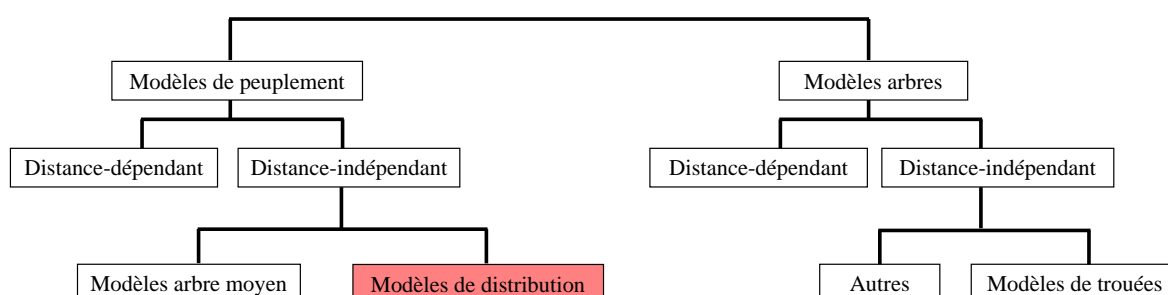


FIGURE 3.1 – Classification des modèles de dynamique forestière selon Porté and Bartelink (2002)

Les modèles de distribution décrivent la dynamique de populations structurées en états par trois processus démographiques : la croissance, la survie (ou la mortalité) et le recrutement (Caswell, 2001). Ces trois processus sont renseignés par des données d'inventaires forestiers (mesures répétées d'arbres marqués) sur des parcelles permanentes. L'intérêt de ces modèles est qu'ils permettent de décrire l'évolution de la distribution des individus dans les états sans revenir aux trajectoires individuelles. Dans ces modèles de distribution, quatre approches sont possibles, selon que l'on considère que l'état (en l'occurrence la taille) et le temps sont discrets ou continus. Il y a les modèles matriciels (taille et temps discrets), les modèles à base d'équation aux dérivées partielles (taille et temps continus), les chaînes de Markov en temps continu (taille discrète et temps continu) et les "integral projection models" (taille continue et temps discret). Les modèles matriciels sont les modèles les plus simples.

### 3.3.1 Le modèle de Usher

Le modèle de Usher (1966; 1969) est un modèle matriciel pour des populations structurées en taille, développé par Usher pour répondre à l'objectif d'optimisation du rendement de la ressource forestière sur une longue période. Ce modèle permet de décrire l'évolution dans le temps du peuplement et donc de déterminer quelle structure de la forêt maximisera le volume de production de bois tout en conservant durablement la ressource (problème connu en foresterie sous le nom de problème de Faustmann).

Le modèle de Usher est basé sur quatre hypothèses (Favrichon, 1995) :

1. Hypothèse d'indépendance : les individus ont des dynamiques indépendantes (la dynamique d'un individu n'est pas influencée par celles des autres individus, ce qui signifie qu'on ne prend pas en compte la compétition par exemple).
2. Hypothèse de Markov : les effectifs au temps  $t + 1$  ne dépendent que des effectifs au temps  $t$  (la croissance d'un arbre et donc sa probabilité de changer de classe de taille ne dépend pas de son diamètre initial ni de sa croissance passé).
3. Hypothèse de Usher : sur un pas de temps, un arbre ne peut ni passer dans une classe de diamètre inférieure, ni sauter de plus d'une classe de diamètre (nécessite de bien choisir les classes de diamètre).
4. Hypothèse de stationnarité : les probabilités de transition sont constantes au cours du temps.

#### Le modèle de Usher *stricto sensu*

L'état d'un arbre au temps  $t$  correspond à la classe de diamètre dans laquelle il se trouve. Le modèle est composé de  $I$  classes de diamètre. Entre les temps  $t$  et  $t + 1$ , l'arbre peut soit rester dans la même classe, soit passer dans la classe supérieure, soit mourir. Les probabilités de transition entre les états sont représentées dans la matrice  $\mathbf{U}$  de dimension  $(I \times I)$ . Comme les trajectoires des arbres sont supposées indépendantes les unes des autres, l'évolution dans le temps de la forêt est prédite de façon déterministe à l'aide de la matrice de transition  $\mathbf{U}$ .

La structure du peuplement est décrite par le vecteur d'effectif  $N(t) = (N_i(t))_{i=1,\dots,I}$  où  $N_i(t)$  est le nombre d'arbres du peuplement présents dans la classe de diamètre  $i$  au temps  $t$ . L'évolution de cette structure est décrite entre le temps  $t$  et  $t + 1$  par la relation

$$N(t + 1) = \mathbf{U}N(t) \quad (3.6)$$

où  $\mathbf{U}$  est la matrice de transition (matrice de Usher) que l'on suppose indépendante du temps  $t$ .

La matrice de Usher  $\mathbf{U}$  peut se décomposer (Zetlaoui, 2006) en  $\mathbf{U} = \mathbf{A} + \mathbf{R}$  où la matrice  $\mathbf{A}$  décrit la

croissance de la population et sa survie et la matrice  $\mathbf{R}$  le recrutement.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} p_1 & & & 0 \\ q_2 & p_2 & & \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & q_I & p_I \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{R} = \begin{pmatrix} f_1 & \cdots & f_I \\ 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}$$

où  $p_i$  est le taux de transition des individus de la classe  $i$  qui restent vivants dans leur classe,  $q_{i+1}$  le taux de transition des individus qui restent vivants et qui passent dans la classe supérieure (propension de passage), et  $f_i$  le taux de fécondité de la classe  $i$  (i.e. le nombre d'individus recrutés dans la classe  $i = 1$  au temps  $t + 1$  par individu présent dans la classe de diamètre  $i$  au temps  $t$ ). La mortalité dans la classe  $i$  notée  $m_i = 1 - p_i - q_{i+1}$  pour  $i = 1, \dots, I - 1$  et  $m_i = 1 - p_i$  pour  $i = I$ , est implicite dans le modèle.

Les taux de transition peuvent être re-paramétrisés ainsi :

$$\begin{aligned} q_{i+1} &= q_{i+1}^\bullet \times (1 - m_i) \\ p_i &= 1 - m_i - q_{i+1} \end{aligned} \tag{3.7}$$

où  $q_{i+1}^\bullet$  est le taux de transition conditionnel des individus qui passent de la classe  $i$  à la classe  $i + 1$  sachant qu'ils restent vivants.

L'approche classique pour estimer les taux de transition est l'approche discrète, à travers les estimateurs de proportion (Michie and Buongiorno, 1984). Ces estimateurs sont basés sur l'équation 3.6 qui définit qu'un individu dans la classe  $i$  au temps  $t$  peut, au temps  $t + 1$ , soit rester dans la classe  $i$  avec un taux  $p_i$ , soit passer dans la classe supérieure  $i + 1$  avec un taux  $q_{i+1}$ , soit être mort avec un taux  $m_i = 1 - p_i - q_{i+1}$  : ces flux d'arbres (en nombre d'arbres) notés  $F_{ii}(t)$ ,  $F_{ii+1}(t)$  et  $F_{i\uparrow}(t)$  pour  $i = 1, \dots, I$  suivent une loi multinomiale de paramètres respectifs  $p_i$ ,  $q_{i+1}$  et  $m_i = 1 - p_i - q_{i+1}$ . Les estimateurs de proportion sont les estimateurs du maximum de vraisemblance des paramètres au temps  $t$  (sous l'hypothèse d'indépendance des arbres entre eux et d'une loi multinomiale) sont

$$\hat{q}_{i+1} = \frac{F_{ii+1}(t)}{N_i(t)} \quad ; \hat{p}_i = \frac{F_{ii}(t)}{N_i(t)} \quad ; \hat{m}_i = \frac{F_{i\uparrow}(t)}{N_i(t)} \tag{3.8}$$

### 3.3.2 Généralisation du modèle de Usher

À partir du modèle de Usher *stricto sensu*, plusieurs types de modèles peuvent être construits en relâchant certaines des hypothèses (Picard et al., 2003; Zetlaoui, 2006). Introduire de la densité-dépendance dans le modèle matriciel est une manière classique de relâcher l'hypothèse de stationnarité : la variation

dans le temps de l'état de la population influence sa propre dynamique (Buongiorno and Michie, 1980; Favrichon, 1995). Mais il s'agit d'une dépendance temporelle autonome (le temps n'intervient pas de manière explicite), de sorte que le modèle reste stationnaire vis-à-vis des coefficients qui définissent la densité-dépendance.

Dans cette thèse, c'est l'hypothèse de stationnarité qui est remise en cause : les coefficients de la matrice de transition varient au cours du temps pour refléter la variabilité climatique, la dépendance au temps étant ici non-autonome et déterministe.

### Modélisation du recrutement

La modélisation du recrutement dans le modèle de Usher peut par ailleurs être généralisée de plusieurs façons par rapport au modèle *stricto sensu* (Buongiorno and Michie, 1980). Cela permet par exemple de modéliser un recrutement additif ou proportionnel. Ce modèle général s'écrit

$$N(t+1) = (\mathbf{A} + \mathbf{R})N(t) + R \quad (3.9)$$

avec  $\mathbf{A}$  la matrice de transition définie précédemment,  $R$  un vecteur de longueur  $I$  dont seul le premier élément, noté  $\lambda_0$ , est non nul

$$R = \begin{pmatrix} \lambda_0 \\ 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} \quad (3.10)$$

et

$$\mathbf{R} = \begin{pmatrix} \lambda_1 B_1 + \lambda_2 & \lambda_1 B_2 + \lambda_2 & \dots & \lambda_1 B_I + \lambda_2 \\ 0 & 0 & & 0 \\ \dots & \dots & & \dots \\ 0 & 0 & & 0 \end{pmatrix} \quad (3.11)$$

où  $B_i$  est la surface terrière de l'arbre de diamètre moyen dans la classe  $i$ . Les coefficients  $\lambda_0$ ,  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont supposés respectivement non négatif, négatif et positif.

Le modèle généralisé (3.9) cumule un recrutement constant ( $\lambda_0$ ) dans la première classe de diamètre et un recrutement proportionnel aux effectifs, défini par la première ligne de  $\mathbf{U} = \mathbf{A} + \mathbf{R}$ . Dans le cas où  $\lambda_0 = 0$ , le modèle (3.9) redonne donc un modèle de Usher *stricto sensu*.

Le terme  $\lambda_0$  représente un apport constant de recrutés. Dans ce modèle, on peut interpréter ce terme comme un apport de recrutés provenant de peuplements voisins de la parcelle étudiée ou de la banque de graines du sol. Ce terme est donc supposé non négatif. La source de recrutés est *a priori* "extérieure" au peuplement et l'apport est donc constant quel que soit l'état du peuplement.

Le terme  $\lambda_1$  représente un apport de recrutés proportionnel à la surface terrière du peuplement. Il est supposé négatif de sorte que le recrutement est faible quand la surface terrière est forte. Il exprime donc

la compétition pour la place et les ressources entre les jeunes pousses.

Le terme  $\lambda_2$  qui dépend de l'effectif présent, représente l'apport de recrutés provenant du peuplement. Ce terme est supposé positif, de sorte que le recrutement soit fort quand l'effectif du peuplement est grand (abondance des "parents").

Le choix entre un recrutement additif ou un recrutement proportionnel va dépendre du degré d'isolement de la population étudiée. Si la population est totalement isolée alors  $\lambda_0 = 0$  et le recrutement est proportionnel. Si la population étudiée n'est qu'une sous-population d'une population plus vaste, alors  $\lambda_2 \approx 0$  ( $\lambda_1$ , qui sert à exprimer la compétition, est fixé à 0) et le recrutement est additif. C'est ce type de recrutement qui a été choisi, car le dispositif expérimental s'insère dans un massif forestier, et constitue donc une sous-population. Pour exprimer la compétition dans ce cas, on écrit  $\lambda_0 = r[N(t), B(t)]$ , où  $r$  est une fonction de la densité.

### Relâchement de l'hypothèse de stationnarité

Le modèle utilisé dans ce travail définit l'évolution de la dynamique d'une population. L'originalité du travail réside dans le fait que les paramètres du modèle varient de façon déterministe avec des facteurs environnementaux.

Le modèle décrit la dynamique de la distribution diamétrique d'une population par le vecteur du nombre d'arbres  $\mathbf{N}(t) = (N_i(t))_{i=1,\dots,I}$ , où  $N_i(t)$  est le nombre d'arbres dans la classe de diamètre  $i$  au temps  $t$ . La dynamique de la population entre les temps  $t$  et  $t + 1$  est décrite par la relation

$$\mathbf{N}(t+1) = \mathbf{A}(t) \mathbf{N}(t) + \mathbf{R}(t) \quad (3.12)$$

où  $\mathbf{A}(t)$  est la matrice de transition de dimension  $I \times I$ ,

$$\mathbf{A}(t) = \begin{pmatrix} p_1(t) & 0 & \dots & 0 \\ q_2(t) & p_2(t) & & 0 \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & q_I(t) & p_I(t) \end{pmatrix} \quad (3.13)$$

et  $\mathbf{R}(t)$  le vecteur représentant le recrutement additif

$$\mathbf{R}(t) = \begin{pmatrix} r(t) \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} \quad (3.14)$$

La matrice  $\mathbf{A}(t)$  est identique à la matrice  $\mathbf{A}$  du modèle de Usher *stricto sensu*, mais les taux de transition  $p_i(t)$  et  $q_{i+1}(t)$  varient explicitement avec le temps (relâchement de l'hypothèse de stationnarité). Contrairement à la densité-dépendance, il s'agit d'une dépendance non autonome vis-à-vis du temps :

cette dépendance intègre la dépendance vis-à-vis des variables climatiques, qui sont des fonctions du temps.

### 3.3.3 Prédiction de la dynamique

#### Couplage entre les modèles de mélange et le modèle de Usher

Dans la section 3.2.1, nous avons présenté comment la croissance, la mortalité et le recrutement sont modélisés. Ces processus sont prédits en fonction de variables explicatives (indices de sécheresse, taille et indices de lumière), pour des groupes d'espèces  $s$ . La croissance et la mortalité sont modélisées à l'échelle de l'arbre, tandis que le recrutement est modélisé à l'échelle du peuplement. Pour prédire la dynamique avec le modèle matriciel, nous devons donc passer des trajectoires individuelles à l'évolution de la distribution des individus dans les classes de diamètre.

**Prédiction de la croissance :** pour prédire la probabilité de passage dans la classe supérieure (ou propension de passage)  $q_{s,i+1}^\bullet(t)$ , l'estimateur de régression est utilisé. Cet estimateur est basé sur la régression de l'accroissement en diamètre par rapport au diamètre. Le principe a été proposé par [Rogers-Bennett and Rogers \(2006\)](#), et formalisé par une expression mathématique dans [Zetlaoui \(2006\)](#); [Picard et al. \(2008\)](#), qui permet de calculer la propension de passage

$$q_{s,i+1}^\bullet(t) = \frac{\Delta\phi}{d_i} \quad (3.15)$$

où  $\Delta\phi$  est l'accroissement "typique" d'un arbre et  $d_i$  la largeur de la classe de diamètre. Il existe beaucoup de versions de l'estimateur de [Rogers-Bennett and Rogers \(2006\)](#) en fonction de la manière dont on prédit l'accroissement "typique"  $\Delta\phi$ , c'est à dire en fonction du modèle de croissance utilisé.

Dans ce travail, la propension de passage est prédite par

$$q_{s,i+1}^\bullet = \frac{a_{si}(t) \tau}{d_i} \quad (3.16)$$

où  $\tau$  est le pas de temps du modèle matriciel,  $a_{si}(t)$  est la vitesse de croissance "typique" d'un arbre dans la classe de diamètre  $i$  et  $d_i$  est la largeur de la classe de diamètre  $i$ . La vitesse de croissance "typique" en diamètre est prédite par

$$a_{si}(t) = \beta_{s0} + \beta_{s1}D_i + \beta_{s2}BAst(t) + \beta_{s3}Dst(t) + \beta_{s4}RDS(t) + \beta_{s5}LDS(t) + \beta_{s6}MSW(t) \quad (3.17)$$

Les paramètres  $\beta_{si}$  correspondent aux paramètres estimés dans la section 3.2, tandis que les variables explicatives sont définies dans la section 2.3.4.

Les points faibles de ces estimateurs concernent les hypothèses sur la distribution des diamètres et des accroissements dans chaque classe de diamètre. En effet, l'estimateur par régression est non biaisé uniquement si les individus sont uniformément distribués dans la classe, et si les accroissements "typiques" sont constants dans chaque classe ([Picard et al., 2010](#)). Une façon de limiter ce biais est de



prendre une largeur des classes suffisamment petite. C'est pourquoi, dans ce travail, nous avons utilisé des classes de diamètre très petite, de largeur  $d = 1$  cm. Afin que l'hypothèse d'Usher reste vérifiée, il faut alors ajuster le pas de temps du modèle, la condition  $a_{si}(t)\tau/d < 1$  devant être vérifiée à tout moment. Cela nous a amené à fixer un pas de temps réduit, de  $\tau = 0,1$  an.

Picard et al. (2007, 2008) ont conclu que l'estimateur classique de proportion est non biaisé, plus robuste que l'estimateur par régression, mais avec une forte variance. À l'inverse, l'estimateur par régression est biaisé mais avec une variance plus faible. L'estimateur par régression est donc plus efficace pour les petits échantillons (compromis biais-variance), mais plus on augmente la taille de l'échantillon, plus la différence avec l'estimateur de proportion s'estompe.

**Prédiction de la mortalité :** la probabilité  $m_{si}(t)$  qu'un arbre de la classe de diamètre  $i$  meurt au temps  $t$  est prédite par

$$m_{si}(t) = \text{logit}^{-1}[\gamma_{s0} + \gamma_{s1}D_i + \gamma_{s2}\text{BAst}(t) + \gamma_{s3}\text{Dst}(t) + \gamma_{s4}\text{RDS}(t) + \gamma_{s5}\text{LDS}(t) + \gamma_{s6}\text{MSW}(t)] \quad (3.18)$$

où  $\text{logit}^{-1}(x) = (1 + \exp(-x))^{-1}$  est la fonction inverse du logit.

Les paramètres  $\gamma_{si}$  correspondent aux paramètres estimés dans la section 3.2, tandis que les variables explicatives sont définies dans la section 2.3.4.

**Prédiction du recrutement :** le nombre d'arbres  $r_s(t)$  recrutés dans la première classe de diamètre au temps  $t$  est prédit par

$$r_s(t) = \exp[\alpha_{s0} + \alpha_{s1}\text{BAst}(t) + \alpha_{s2}\text{Dst}(t) + \alpha_{s3}\text{RDS}(t) + \alpha_{s4}\text{LDS}(t)] \quad (3.19)$$

Les paramètres  $\alpha_{si}$  correspondent aux paramètres estimés dans la section 3.2, , tandis que les variables explicatives sont définies dans la section 2.3.4.

### Scénarios de sécheresse

La dynamique du peuplement est modélisée en fonction de trois scénarios de sécheresse : un scénario d'intensification de la sécheresse (scénario "sec"), un scénario de diminution de la sécheresse (scénario "humide") et un scénario où la sécheresse ne change pas ("scénario "sans changement").

Pour chaque scénario, nous avons calculé à chaque pas de temps les trois indices de sécheresse définis dans la section 2.3.4 : la longueur de la saison sèche (LDS), la pluviosité moyenne pendant la saison sèche (RDS) et le contenu en eau du sol moyen (MSW). Pour que les scénarios de sécheresse soient cohérents, ces trois indices sont reliés : nous avons d'abord simulé la longueur de la saison sèche, puis les indices RDS et MSW sont prédits à partir de la longueur de la saison sèche simulée. Les scénarios de sécheresse correspondent donc à une augmentation, une diminution ou aucun changement de la longueur de la saison sèche. Par conséquent, ce sont les processus de la dynamique influencés le plus par cet indice qui vont piloter la réponse globale de la dynamique.

**En résumé,** nous avons développé un modèle matriciel qui permet de prédire l'évolution du peuplement forestier en fonction de scénarios de sécheresse. A notre connaissance, ce modèle, avec celui développé par [Liang and Zhou \(2010\)](#), est le seul modèle matriciel permettant de prédire l'impact de potentiels changements du climat sur la dynamique forestière.

Auparavant, dans les modèles matriciels, la variabilité temporelle était généralement prise en compte de façon stochastique, en tirant aléatoirement à chaque pas de temps les taux de transition dans une distribution statistique, ou en tirant à chaque pas de temps une matrice de transition correspondant à des conditions environnementales particulières ([Kaye and Pyke, 2003](#)).

## Chapitre 4

# Résultats et discussions

Nous avons étudié la variabilité de la réponse des espèces à la disponibilité en lumière en quantifiant l'impact de perturbation d'intensité variable sur l'évolution de leur abondance (Annexe A). Nous avons observé un gradient de réponse à la perturbation : suite à la perturbation, la proportion des espèces pionnières dans le peuplement augmente, au détriment des espèces non pionnières. La proportion d'espèces pionnières augmente d'autant plus que l'intensité de l'exploitation est forte, tandis que la dévitalisation a tendance à favoriser les espèces non pionnières.

Nous avons également étudié la variabilité de la réponse des espèces à la sécheresse. Nos résultats suggèrent que les forêts de la région de M'Baïki sont tolérantes aux effets de la sécheresse. En effet, nous avons observé un gradient de réponse à la sécheresse, avec peu d'espèces qui réagissent négativement à la sécheresse. Ce chapitre a pour objectif d'une part de synthétiser et discuter les résultats et d'autre part d'identifier les processus (croissance en diamètre, mortalité et recrutement) qui influencent le plus la dynamique globale du peuplement face à la sécheresse.

### 4.1 La sécheresse modifie la composition floristique

Les modèles de régression en mélange (voir section 3.2) nous ont permis de construire neuf groupes de croissance, trois groupes de mortalité et cinq groupes de recrutement (Tableau 4.1). En croisant ces groupes nous avons construit 135 combinaisons ( $9 \times 3 \times 5 = 135$ ) parmi lesquelles 54 combinaisons contenaient au moins une espèce (Figure 4.1). Par la suite, nous appellerons groupe d'espèces ces combinaisons.

En utilisant le modèle de Usher (voir section 3.3.2), nous avons prédit l'évolution de ces 54 groupes sur une période de 100 ans (1992-2092) selon les trois scénarios de sécheresse suivants (i) scénario "sec", la longueur moyenne de la saison sèche augmente, (ii) scénario "humide", la longueur moyenne de la saison sèche diminue, (iii) scénario "sans changement", la longueur moyenne de la saison sèche reste similaire à celle observée aujourd'hui. En 2092, les prédictions du modèle font apparaître trois grands types de réponse selon le groupe d'espèces considéré :

Tableau 4.1 – Distribution des 9 groupes de croissance, 3 groupes de mortalité et 5 groupes de recrutement dans leur mélange respectif. Le nombre d'espèces de chaque groupe indiqué entre parenthèse correspond au nombre d'espèces bien classées (avec une probabilité d'appartenir au groupe  $\geq 0.95$ ). La proportion de chaque groupe dans le mélange (voir section 3.2.2) est directement liée à leur abondance. Les valeurs d'accroissement, de taux de mortalité et de nombre de recrutés sont des moyennes annuelles observées. Les groupes de croissance, de G1 à G9, correspondent aux groupes P1 à UST dans l'annexe B.

Groupe de croissance	Nombre d'espèces	Proportion dans le mélange	Accroissement moyen
G1 (P1)	3 (3)	0.03	$1.08 \pm 1.20$
G2 (P2)	23 (20)	0.05	$0.67 \pm 0.70$
G3 (H)	34 (28)	0.09	$0.41 \pm 0.48$
G4 (MT1)	29 (17)	0.09	$0.29 \pm 0.36$
G5 (MT2)	21 (18)	0.10	$0.25 \pm 0.39$
G6 (MT3)	13 (8)	0.12	$0.26 \pm 0.33$
G7 (ST1)	35 (22)	0.12	$0.19 \pm 0.29$
G8 (ST2)	31 (21)	0.25	$0.15 \pm 0.25$
G9 (UST)	40 (22)	0.14	$0.09 \pm 0.19$
Groupes de mortalité	Nombre d'espèces	Proportion dans le mélange	Taux moyen de mortalité (2002-08)
M1	10 (7)	0.05	$7.12 \pm 1$
M2	159 (53)	0.60	$0.68 \pm 0.16$
M3	63 (26)	0.35	$1.96 \pm 0.25$
Groupes de recrutement	Nombre d'espèces	Proportion dans le mélange	Nombre moyen d'arbres recrutés
R1	1 (1)	0.005	$0.991 \pm 4.166$
R2	24 (23)	0.108	$0.096 \pm 0.341$
R3	66(57)	0.296	$0.029 \pm 0.182$
R4	122 (117)	0.555	$0.004 \pm 0.068$
R5	8 (8)	0.036	$0.334 \pm 0.665$

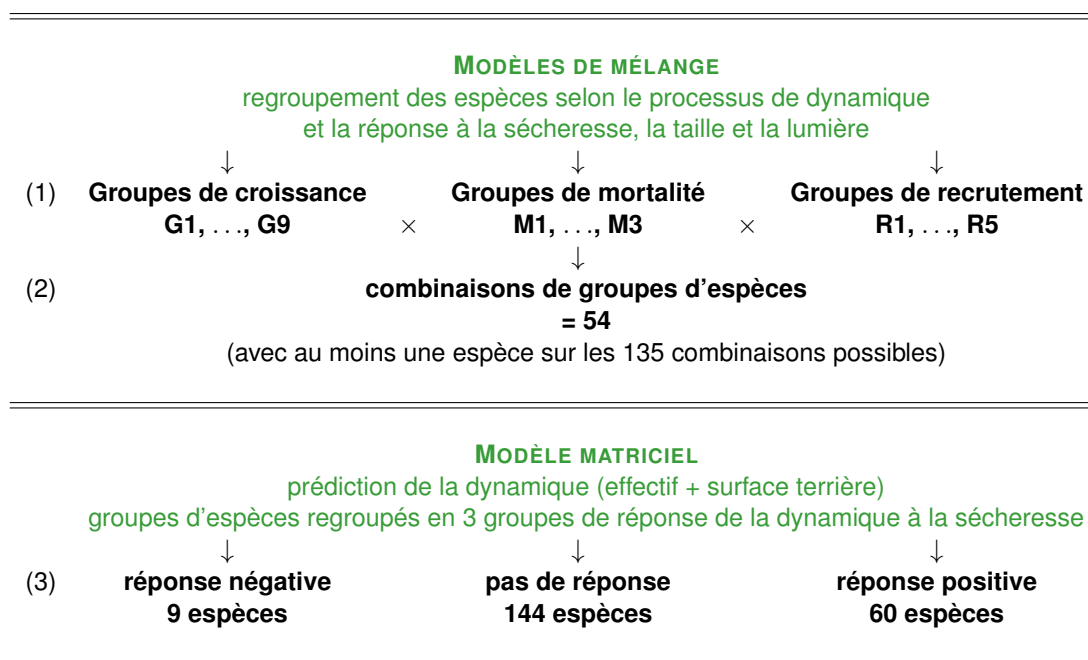


FIGURE 4.1 – Illustration des trois niveaux de regroupement des espèces : (1) les espèces sont regroupées selon un processus ; (2) les espèces sont regroupées selon la combinaison des trois processus ; (3) les espèces sont regroupées selon la réponse de leur dynamique à la sécheresse.

- la surface terrière et la densité du groupe sont plus faibles dans le scénario “sec”, et plus élevées dans le scénario “humide”, par rapport au scénario “sans changement” ;
- la surface terrière et la densité du groupe sont plus élevées dans le scénario “sec”, et plus faibles dans le scénario “humide” par rapport au scénario “sans changement” ;
- la surface terrière et la densité du groupe sont similaires quels que soient les scénarios.

À partir de ces réponses, nous pouvons ordonner les 54 groupes, et donc les 239 espèces, selon un gradient de réponse à la sécheresse (Figure C.4(a)). Celui-ci oppose (i) 9 espèces ayant une réponse négative à la sécheresse, (ii) 60 espèces ayant une réponse positive à la sécheresse, (iii) 144 espèces insensibles à la sécheresse (Tableau C.2, Figure C.2). Des gradients de réponse à la sécheresse ont été précédemment mis en évidence chez les espèces d'arbres dans d'autres régions africaines (Swaine, 1996, Afrique de l'Ouest) et sur d'autres continents (Engelbrecht et al., 2007, Amérique Centrale, Newbery and Lingenfelder, 2009, Asie du Sud Est).

À M'Baïki, 30% des espèces se sont révélées sensibles à la sécheresse (positivement ou négativement). Les 60 espèces qui répondent positivement à la sécheresse constituaient en 1992 19.23% de la surface terrière et 34.72% des effectifs tandis que celles qui répondent négativement représentaient 4.14% de la surface terrière et 2.22% des effectifs. Le peuplement de M'Baïki apparaît donc relativement riche en espèces insensibles ou sensibles positivement à la sécheresse. La forte proportion d'espèces dont la réponse à la sécheresse est positive explique pourquoi la surface terrière du peuplement au bout de 100 ans est plus élevée dans le scénario "sec" que dans le scénario "sans changement" (Figure C.2(b)).

Les espèces qui répondent négativement à la sécheresse sont majoritairement des espèces pionnières (Figure 4.2, tableau C.2). Ces espèces pionnières répondent fortement à la lumière : leur croissance en

diamètre augmente et leur mortalité diminue quand la disponibilité en lumière augmente. La disponibilité en lumière est ici estimée par la surface terrière : la diminution de la surface terrière induit une baisse de la compétition et une ouverture de la canopée et ces conditions sont favorables à ces espèces. Ces deux relations (croissance et mortalité vs surface terrière) sont d'autant plus fortes que la densité augmente (Figures 4.3(c), 4.3(d), groupes de croissance G1 et G2 ; Figures 4.3(a), 4.3(b), groupe de mortalité M1). Cela s'explique simplement par le fait que si la surface terrière diminue, ce qui caractérise l'ouverture du peuplement, le recrutement augmente et donc la densité aussi.

De plus, les espèces qui répondent négativement à la sécheresse sont principalement décidues. Ce résultat est contre-intuitif. En effet, la défoliation pendant la saison sèche constitue une adaptation au stress hydrique (Reich and Borchert, 1984). Les espèces décidues devraient donc bien tolérer la sécheresse. Le phénomène inverse que nous observons peut s'expliquer par le fait que leur croissance diminue fortement quand la longueur de la saison sèche augmente (Figure 4.4(d), groupe de croissance G2). En effet, quand la saison sèche est plus longue, la période de croissance des espèces décidues se réduit (Prévost and Puig, 1981 ; Worbes, 1999).

Les espèces qui répondent positivement à la sécheresse sont majoritairement des espèces tolérantes à l'ombre (Figure 4.2, tableau C.2). Ces espèces se développent dans le sous-bois et sont principalement de petite taille, et sempervirentes (Tableau 4.2).

**En résumé,** en l'absence de perturbations anthropiques, une augmentation de la longueur de la saison sèche tend à modifier la composition floristique en favorisant des espèces de petit diamètre tolérantes à l'ombre au détriment des espèces pionnières. Ce résultat est cohérent avec l'étude de Condit et al. (1996) réalisée sur *Barro Colorado Island*, Panama (forêt tropicale humide) où, suite à une forte sécheresse, les auteurs ont observé des diminutions d'abondance plus fréquentes chez les espèces pionnières que chez les espèces tolérantes à l'ombre. Slik (2004) a également observé à Bornéo (forêt tropicale humide à Diptérocarpacées) un surcroît de mortalité chez les espèces pionnières du genre *Macaranga* suite à une sécheresse sévère.

De plus, le peuplement de M'Baïki présente une forte proportion d'espèces ne répondant pas ou répondant positivement à la sécheresse. La position géographique du site pourrait l'expliquer. En effet, M'Baïki se situe en limite nord du bloc forestier du Bassin du Congo (Boulvert, 1986). La saison sèche y est prononcée (section 2.3.1). Les espèces présentes sur le site ont pu développer des mécanismes d'adaptation à la sécheresse. Les espèces présentes sur le site ont également pu être filtrées par des sécheresses sévères. La composition floristique des arbres adultes de la forêt de *Barro Colorado Island*, Panama, au cours des 25 ans suivants une sécheresse sévère (El Niño 1982/83) s'est enrichie au cours du temps en espèces tolérantes à la sécheresse (Feeley et al., 2011). Dans les zones tropicales, les sécheresses sévères correspondent le plus souvent à des épisodes El Niño. En effet, le principal agent de la variabilité climatique inter-annuelle en zone tropicale humide est le phénomène ENSO (El Niño Southern Oscillation). Ce phénomène correspond à une oscillation de la température de la surface de la mer dans l'Océan Pacifique Equatorial. Malhi and Wright (2004) ont montré que les épisodes El Niño affectaient

fortement l'Amazonie, l'Amérique Centrale et l'Asie du Sud-Est, mais moins le Bassin du Congo (augmentation de la température mais pas de diminution significative de la pluviosité). Les changements de précipitation dans le Bassin du Congo semblent finalement dépendre des oscillations de la température de la surface de la mer de tous les océans, dont les influences respectives varient selon les saisons : l'océan Pacifique–El Niño pendant la saison sèche, et l'océan Atlantique pendant la saison des pluies (Balas et al., 2007). A M'Baïki, les épisodes El Niño les plus intenses (1982/83 et 1997/1998) correspondent aux années où la longueur et l'intensité de la saison sèche étaient les plus fortes (Ouédraogo, 2008). Ces années correspondent également aux deux passages de feu dans la forêt de La Lolé (section 2.3.2). Ces sécheresses sévères ont pu, comme dans la forêt de *Barro Colorado Island*, filtrer les espèces tolérantes à la sécheresse, ce qui explique qu'elles soient en forte proportion dans le peuplement.

Enfin, nous avons mis en évidence que le gradient de réponse à la sécheresse était lié aux besoins en lumière des espèces : les guildes de régénération ont des réponses à la sécheresse contrastées. Bien que les espèces tolérantes à l'ombre soient majoritairement des espèces sempervirentes, le caractère sempervirent ne semble pas associé à un type de réponse à la sécheresse particulier (Figure 4.2) : la réponse à la sécheresse n'apparaît pas directement reliée à la phénologie de la feuillaison. Là encore, ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus à *Barro Colorado Island* par Condit et al. (1996). En revanche, ils divergent de ceux obtenus par Enquist and Enquist (2011) dans une forêt tropicale sèche du Costa Rica, où la proportion d'espèces décidues et d'espèces de canopée augmentait après une sécheresse sévère, contrairement à la proportion d'espèces sempervirentes et d'espèces de sous-bois qui elle diminuait. Ces patrons de réponse en fonction de traits d'espèce opposés peuvent s'expliquer par des différences de composition floristique : la forêt tropicale sèche du Costa Rica ( $\approx 1565$  mm de précipitations annuelles) a un ratio d'arbres décidus/semperverents d'environ 60/20, tandis que la forêt de M'Baïki, plus humide ( $\approx 1738$  mm de précipitations annuelles), a un ratio de 25/55 (Ouédraogo, 2008, forêt non perturbée). Nous avons montré que la variabilité de la réponse de la dynamique des espèces face à la sécheresse était très variable (54 groupes d'espèces qui répondent différemment à la sécheresse), les espèces décidues ayant tendance à diminuer. Dans l'étude d'Enquist and Enquist (2011), la variabilité de la réponse au sein des espèces décidues pourrait être également importante, et la réponse positive observée pourrait ne concerner que certaines espèces. A M'Baïki, certaines espèces décidues répondent aussi positivement à la sécheresse (Figure 4.2).

## 4.2 Quels processus de la dynamique influencent l'évolution à long-terme du peuplement ?

Cette section a pour objectif d'identifier quels sont les processus de la dynamique (croissance en diamètre, mortalité et recrutement) qui influencent la réponse globale du peuplement à la sécheresse. Puis de présenter spécifiquement l'impact de la sécheresse sur ces trois processus.

Tableau 4.2 – Tableau de contingence du nombre d'espèces en fonction de leur guildes de régénération (espèces (P) pionnières, (NPLD) héliophiles, (SB) tolérantes à l'ombre) et de la phénologie de leur feuillaison (espèces (Dec) décidues et (Sem) sempervirentes). Ces deux caractères sont dépendants ( $\chi^2 = 31.77$ , p-value < 0.0001) : les espèces tolérantes à l'ombre sont le plus souvent sempervirentes.

Phénologie de la feuillaison	Guildes de régénération		
	P	NPLD	SB
Décidue	22	27	10
Sempervirente	22	15	60

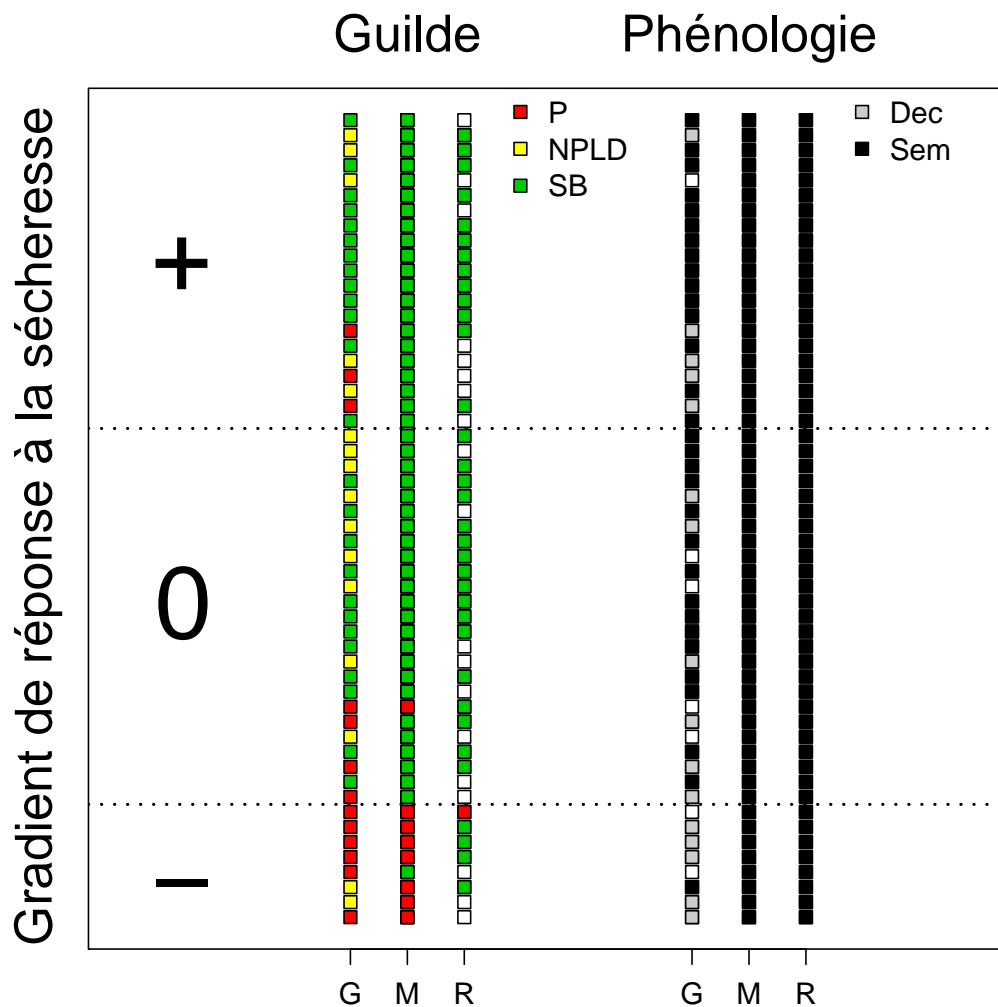


FIGURE 4.2 – Guildes de régénération et phénologie de la feuillaison des 54 combinaisons des groupes de croissance (G), de mortalité (M) et de recrutement (R). Les couleurs rouge, jaune et vert indiquent que le groupe contient majoritairement des espèces pionnières (P), héliophiles (NPLD), ou tolérantes à l'ombre (SB), respectivement. Les couleurs gris et noir indiquent que le groupe contient majoritairement des espèces décidues (Dec), ou sempervirentes (Sem), respectivement. Les 54 combinaisons de groupes sont ordonnées le long d'un gradient de réponse à la sécheresse : (+) réponse positive à une augmentation de la longueur de la saison sèche, (-) réponse négative à une augmentation de la longueur de la saison sèche, et (0) pas de réponse.



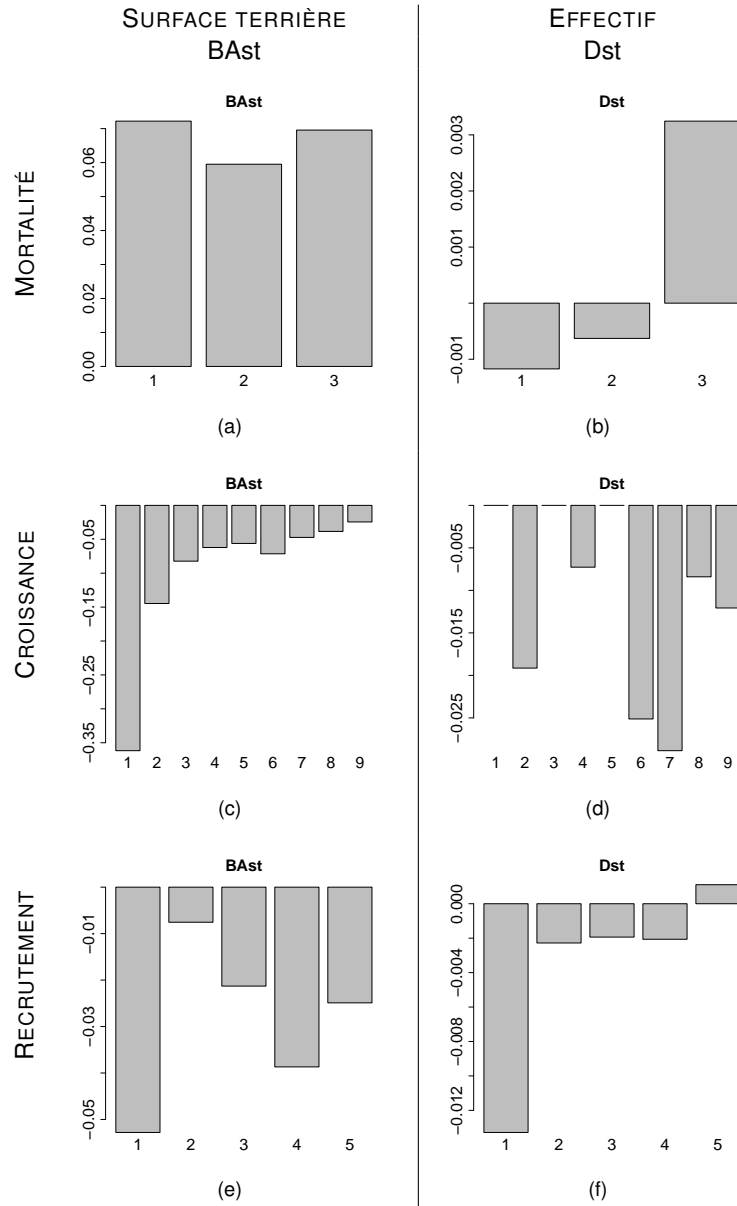


FIGURE 4.3 – Valeurs des paramètres  $\gamma_{ki}$ ,  $\beta_{ki}$ ,  $\alpha_{ki}$  des équations (3.17 – 3.19) associés aux indices de disponibilité en lumière (surface terrière (BAst, colonne de gauche) et densité (Dst, colonne de droite)), pour chaque groupe de mortalité (a-b), de croissance (c-d) et de recrutement (e-f). Les numéros des groupes sont indiqués en-dessous des barres.

**La réponse globale du peuplement à la sécheresse semble pilotée par la mortalité.** Les trois groupes de mortalité se superposent aux trois types de réponse à la sécheresse (groupe des espèces sensibles négativement, sensibles positivement et insensibles) comme le montre la figure C.4(b). Les groupes d'espèces qui répondent négativement appartiennent tous au groupe de mortalité M1 à l'exception d'un groupe, et ceux qui répondent positivement correspondent tous au groupe de mortalité M3 à l'exception d'un groupe. Quant au groupe de mortalité M2, il correspond exactement au groupe des espèces insensibles à la sécheresse. En revanche, les processus de croissance en diamètre et de recrutement ne permettent pas d'expliquer les types de réponses de la dynamique globale du peuplement face à la sécheresse. En effet, les groupes de croissance et de recrutement ne se superposent pas aux trois types de réponse à la sécheresse.

**Effet de la sécheresse sur la mortalité.** La sécheresse a différents impacts sur l'environnement. Elle peut augmenter la disponibilité en lumière à l'échelle du peuplement en diminuant la couverture nuageuse (Graham et al., 2003) et/ou à l'échelle du sous-bois en rallongeant la période de défoliation des arbres décidus de la canopée. La sécheresse diminue également la disponibilité en eau. À M'Baïki, la sécheresse, caractérisée par la longueur et l'intensité de la saison sèche, a un effet positif sur la survie : la mortalité diminue quand ces indices augmentent (Figures 4.4(a), 4.4(b)). Cet effet est le plus marqué pour les espèces du groupe de mortalité M3, et le moins marqué pour les espèces du groupe de mortalité M1. Le groupe M3 est composé principalement par des espèces de petite taille (analyse de variance à un facteur,  $F_{2,83} = 17.56$ ,  $p\text{-value} < 0.001$ ). Celles-ci ont tendance à être tolérantes à l'ombre et sempervirentes (Figure 4.5). En revanche, le groupe M1 contient principalement des espèces pionnières ( $\chi^2 = 43.688$ ,  $p\text{-value} < 0.001$ , Figure 4.5). L'effet positif de la sécheresse sur la survie (diminution de la mortalité) peut apparaître surprenant et contre intuitif. Pourtant il peut s'expliquer de la façon suivante : pendant la saison sèche, les arbres décidus sont défeuillés, la disponibilité en lumière dans le sous-bois augmente. Donc, quand la longueur de la saison sèche augmente, cette période "d'amélioration" des conditions lumineuses dans le sous-bois est plus longue. Dans une forêt de Malaisie, Lingenfelder and Newbery (2009) et Newbery et al. (2011) ont observé un phénomène similaire sur la croissance des espèces de sous-bois : le stress hydrique entraîne bien une diminution de la croissance dans un premier temps, mais la croissance augmente fortement dans un deuxième temps, la réponse étant plus importante pour les espèces de petite taille. Les auteurs expliquent cette augmentation de la croissance par une augmentation temporaire des niveaux de luminosité dans le sous-bois due à la défoliation des arbres de la canopée.

Ces résultats montrent que les indices de longueur et d'intensité de la saison sèche mesurent indirectement la disponibilité en lumière. Ceci permet d'expliquer pourquoi la sécheresse, quand elle est mesurée par ces deux indices, a un effet positif sur la survie des espèces du groupe M3, et pourquoi les espèces pionnières du groupe M1 sont moins sensibles. En effet, les espèces pionnières, de par leur stratégie de régénération, se développent dans les zones où la disponibilité en lumière est élevée. La longueur de la saison sèche et la pluviosité moyenne pendant la saison sèche ne sont donc pas les meilleurs indicateurs de la sécheresse. En revanche, quand la sécheresse est mesurée par le contenu en eau du sol, elle a

l'effet attendu sur la mortalité : celle-ci augmente quand le contenu en eau du sol diminue, la réponse étant plus importante pour les espèces du groupe M2 (Figure 4.4(c)). Les espèces du groupe M2 ont en moyenne une taille supérieure à celle des autres groupes (Figure 4.5(c)), la sécheresse a donc plus d'impact sur les arbres de la canopée. Ces résultats sont cohérents avec ceux d'études antérieures (Condit et al., 1995; Van Nieuwstadt and Sheil, 2005; Nepstad et al., 2007; Phillips et al., 2010). Cette mortalité supérieure dans les arbres de la canopée durant la sécheresse, en ouvrant le milieu, peut également expliquer l'amélioration des conditions lumineuses du sous-bois. Par exemple, dans une forêt de Bornéo, l'ouverture de la canopée était significativement plus importante pendant la sécheresse (Slik, 2004). Le contenu en eau du sol apparaît donc comme un meilleur indicateur du stress hydrique. Les trois indices de sécheresse combinés permettent néanmoins de bien appréhender les modifications de l'environnement pendant la sécheresse, et de séparer les effets de l'augmentation de la disponibilité en lumière et de la diminution de la disponibilité en eau.

**Effet de la sécheresse sur la croissance.** Globalement, la sécheresse a un effet négatif sur la croissance en diamètre annuelle. La réponse de la croissance aux trois indices de sécheresse (longueur de la saison sèche, intensité de la saison sèche, et contenu en eau du sol mensuel moyen) est très variable selon les groupes d'espèces (Figures 4.4(d), 4.4(e), 4.4(f)). La réponse des neuf groupes de croissance à l'intensité de la saison sèche est proportionnelle à leur besoin en lumière (mesuré par le taux de croissance maximum) : les groupes pionniers sont plus sensibles à l'intensité de la saison sèche que les groupes tolérants à l'ombre.

**Effet de la sécheresse sur le recrutement.** La sécheresse a un effet négatif global sur le recrutement : quand la longueur et l'intensité de la saison sèche augmentent, le nombre d'arbres recrutés diminue (Figure 4.4(h)). Le nombre d'arbres recrutés étant défini comme le nombre d'arbres passant au dessus de 10 cm dhp l'année  $t$ , étudier l'effet de la sécheresse sur le recrutement revient finalement à étudier principalement l'effet de la sécheresse sur la croissance des juvéniles (arbres de dhp < 10 cm). La sécheresse a donc un impact négatif sur la croissance des arbres adultes et des juvéniles. L'effet de la sécheresse sur la croissance des juvéniles est le plus marqué pour le groupe R4 (Figure 4.4(g)), qui contient le plus d'espèces pionnières (test exact de Fisher, p-value = 0.046). Pourtant, le groupe R1 qui n'est composé que d'une seule espèce pionnière, *Musanga cecropioides*, ne répond pas à l'augmentation de la longueur et de l'intensité de la saison sèche. Cette différence peut s'expliquer par le fait que cette espèce est inféodée à un milieu où la disponibilité en lumière est maximale. En effet, *M. cecropioides* est le marqueur de perturbations récentes. Cette espèce s'installe en premier dans les trouées. Il n'est donc pas surprenant que la longueur et l'intensité de la saison sèche, qui mesurent indirectement les variations de lumière, n'aient pas d'effet sur cette espèce.

**En résumé,** la sécheresse ralentit la croissance en diamètre des adultes et des juvéniles et augmente la mortalité, quand la disponibilité en eau du sol diminue. Cet effet est plus marqué chez les espèces pionnières que chez les espèces de sous-bois, pour lesquelles la mortalité est moindre. Ces différences de

réponse à la sécheresse peuvent s'expliquer par le milieu dans lequel elles se développent préférentiellement. En effet, les espèces pionnières se développent dans les milieux ouverts où la luminosité est forte. Localement l'évapotranspiration et la température y sont élevées. Ces deux facteurs accentuent, à petite échelle, les effets de la sécheresse en agissant principalement sur la diminution de la quantité d'eau disponible. À l'inverse, les espèces de sous-bois protégées par la canopée sont moins directement touchées par des événements de sécheresse. De plus, les espèces pionnières dont les taux de croissance sont élevés, ont des besoins en eau plus importants. Enfin, la réponse à la sécheresse des espèces dépend partiellement de leur besoin en lumière.

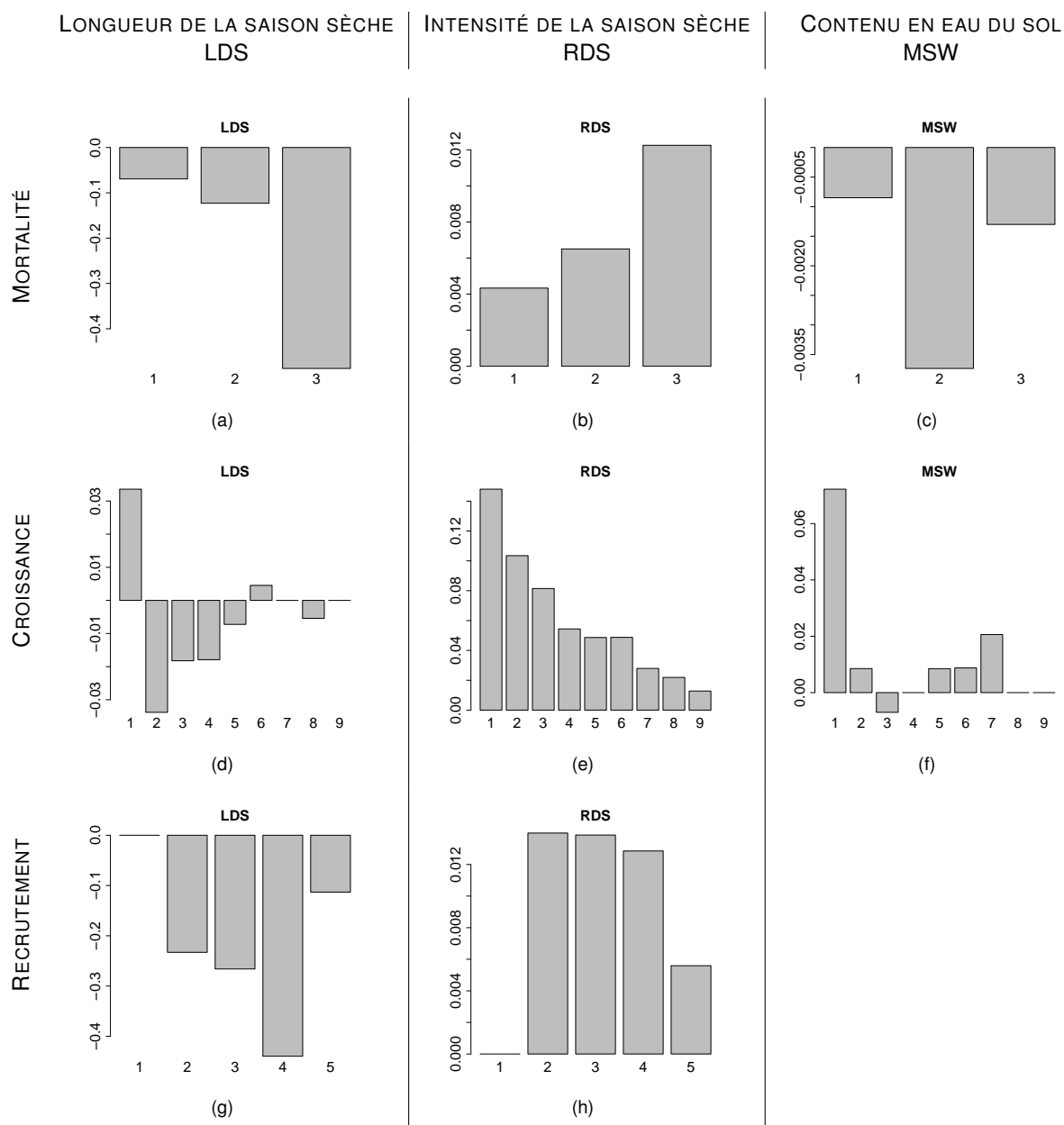


FIGURE 4.4 – Valeurs des paramètres  $\gamma_{ki}$ ,  $\beta_{ki}$ ,  $\alpha_{ki}$  des équations (3.17 – 3.19) associés aux indices de sécheresse, pour chaque groupe de mortalité (a-c), de croissance (d-f) et de recrutement (g-h). Les paramètres correspondent aux indices de longueur (LDS, colonne de gauche) et d'intensité de la saison sèche (RDS, colonne du milieu), et de contenu en eau du sol (MSW, colonne de droite). Les numéros des groupes sont indiqués en-dessous des barres.

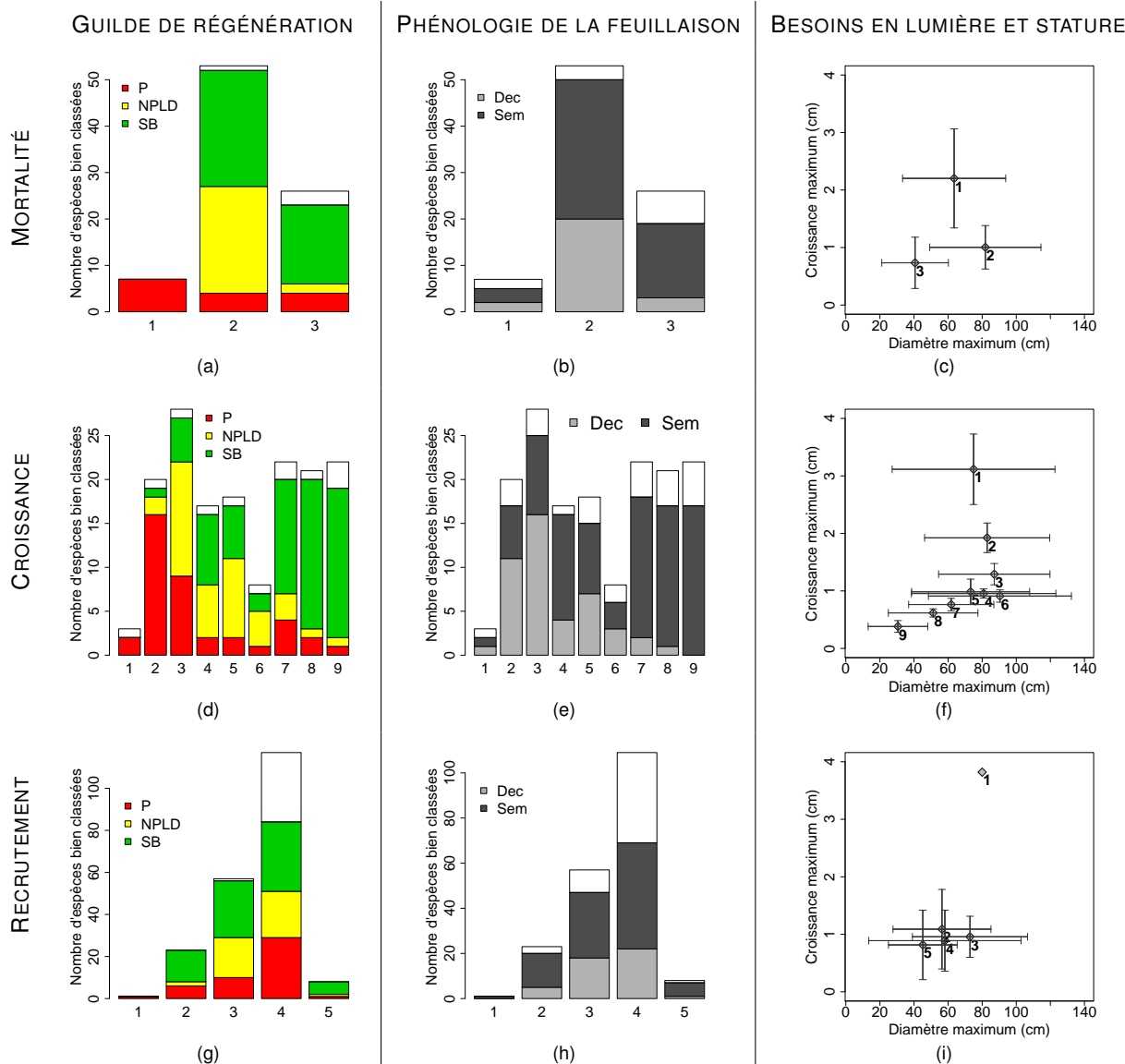


FIGURE 4.5 – Répartition des espèces en fonction d'une part de leur appartenance à un groupe de mortalité (de 1 à 3, a-c), de croissance (de 1 à 9, d-f) et de recrutement (de 1 à 5, g-i), et d'autre part : (a,d,g) de leur guildes de régénération, (b,e,h) de la phénologie de leur feuillaison et (c,f,i) de leur caractéristiques de croissance et de taille. Dans (c,f,i), la croissance maximum d'un groupe est calculée comme la moyenne sur les espèces des taux de croissance maximum spécifiques, tandis que le diamètre maximum d'un groupe est calculé comme la moyenne sur les espèces des diamètres maximum spécifiques. Les moustaches correspondent à la déviation autour de la moyenne.

## Chapitre 5

# Conclusion

Dans ce travail, nous avons quantifié, modélisé et prédit l'effet de la sécheresse sur les processus de la dynamique des espèces d'arbres du peuplement de M'Baïki, c'est à dire la croissance, la mortalité et le recrutement. Comme de multiples facteurs influencent ces processus nous avons, pour chaque processus séparément, simultanément (i) quantifié l'influence de la sécheresse, du stade de développement de l'arbre et de la disponibilité en lumière (l'influence de chaque facteur variant selon les espèces); et (ii) classé les espèces en groupe de réponse à ces facteurs. Chaque espèce appartient à un groupe de croissance, de mortalité et de recrutement. Deux espèces présentes dans le même groupe pour l'un de ces trois processus ne sont pas nécessairement présentes dans le même groupe pour les autres processus. Cette classification est particulièrement adaptée au modèle de dynamique des populations, car elle permet de classer les espèces finement sans augmenter inutilement le nombre de paramètres à estimer (Gourlet-Fleury et al., 2005).

Pour un peuplement n'ayant pas subi de perturbations anthropiques, le modèle prédit une augmentation de la surface terrière en réponse à l'allongement de la saison sèche par rapport au scénario où la longueur de la saison sèche ne change pas, ce qui traduit un effet positif de la sécheresse sur la dynamique. Ce résultat paradoxal peut s'expliquer par la complexité de la réponse à la sécheresse, qui semble mélanger au moins deux phénomènes : la réponse à une diminution de la disponibilité en eau d'une part, et la réponse à une augmentation de la disponibilité en lumière d'autre part. Lorsque nous examinons séparément la réponse de chaque processus de la dynamique, la diminution des ressources en eau mesurée par l'indice de contenu en eau du sol, a un effet négatif sur la croissance (diminution de la croissance) et la survie (augmentation de la mortalité). En revanche, l'allongement de la saison sèche, en augmentant la période de défoliation des arbres décidus, semble améliorer la survie des espèces tolérantes à l'ombre de petite taille. Dans ce cas, c'est l'augmentation de la luminosité dans le sous-bois associée à la sécheresse qui explique la réponse. Ce résultat souligne l'importance du choix des indices de sécheresse dans les études d'impact de la sécheresse sur la dynamique des populations d'arbres. Ainsi, dans cette étude nous avons montré que les indices de longueur et d'intensité de la saison sèche traduisent plus un effet de la disponibilité en lumière qu'un effet de la disponibilité en eau.

Par ailleurs, des facteurs de l'environnement autres que la disponibilité en eau sont susceptibles de

modifier la réponse des espèces à la sécheresse. En effet, la sécheresse est le plus souvent associée à une augmentation de la température. Par exemple, une augmentation de la température a été observée en plus de la diminution des précipitations lors de sécheresses sévères liées au phénomène El Niño. Par ailleurs, [Clark et al. \(2003b\)](#) ont montré qu'une augmentation des températures journalières minimales provoquait une diminution de la croissance de 6 espèces d'arbres de canopée. Étant donnée la variabilité observée dans les réponses des espèces à la diminution de la disponibilité en eau, nous pouvons supposer que les espèces du dispositif de M'Baïki répondent différemment aux variations de température. Il serait intéressant de modéliser à la fois la réponse des espèces à la disponibilité en eau et à la température, puisque ces deux facteurs de l'environnement augmentent pendant la sécheresse, en faisant l'hypothèse que ces deux facteurs n'auront pas la même importance selon les processus de la dynamique considérés.

Nous avons montré que l'exploitation modifiait la composition floristique. Après exploitation, la proportion d'espèces pionnières dans le peuplement augmente fortement, d'autant plus que l'intensité de l'exploitation a été forte (1.8 et 2.2 fois plus d'arbres pionniers par rapport à un peuplement non perturbé, suite au prélèvement d'environ 2 et 5 arbres par hectare respectivement, annexe A). De plus, l'augmentation de la proportion des espèces pionnières dans le peuplement suite à l'exploitation se fait au détriment des espèces tolérantes à l'ombre, dont la proportion diminue.

Nous avons également montré que les espèces pionnières réagissaient négativement à la sécheresse. Si dans l'avenir les forêts sont davantage exploitées, la proportion d'espèces pionnières dans le peuplement va augmenter. Nous pouvons donc supposer que la sécheresse aura un impact négatif plus important. [Slik \(2004\)](#) a d'ailleurs montré dans une forêt de Borneo que la mortalité pendant la sécheresse sévère de 1997/1998 suite à l'épisode El Niño avait été supérieure dans les forêts exploitées, due à la forte mortalité des arbres appartenant aux espèces pionnières du genre *Macaranga*. Pour tester cette hypothèse, il sera possible d'utiliser le modèle de dynamique développé dans ce travail pour simuler des intensités d'exploitation et prédire l'évolution de la composition floristique en fonction de l'effet combiné des perturbations anthropiques et de la sécheresse.

Le modèle de dynamique développé pourrait également servir à quantifier les effets de l'augmentation de la luminosité dans le sous-bois et de l'augmentation du stress hydrique pendant la sécheresse, en affinant les scénarios de sécheresse. En effet, des prédictions de la dynamique en fonction de scénarios de sécheresse construits autour des variations du contenu en eau du sol plutôt que des variations de la longueur de la saison sèche (qui mesure indirectement un effet lumière) donneraient peut-être des résultats différents. L'évolution de la composition floristique pourrait par exemple davantage souligner la réponse des espèces en fonction de la phénologie de la feuillaison.

Au cours de ce travail nous avons été amenés à adapter différentes méthodes statistiques. En particulier, nous avons adapté la méthode proposée par [Khalili and Chen \(2007\)](#), pour construire des groupes d'espèces selon leur réponse aux variables explicatives définies, tout en sélectionnant les variables pertinentes. Les groupes d'espèces ont été construits indépendamment pour chaque processus de la dynamique (croissance, mortalité et recrutement). Or ces processus sont dépendants. Pour tenir compte de



cette dépendance, il faudrait estimer les paramètres, regrouper les espèces et sélectionner les variables simultanément pour les trois processus. Récemment, [Georgescu \(2010\)](#) a proposé de modéliser, par une approche hiérarchique, un mélange avec des variables de réponse de natures différentes (suivant une loi gaussienne, de Poisson, etc.). Nous pourrions donc utiliser cette méthode pour regrouper les espèces en fonction de l'ensemble des processus, la difficulté étant de sélectionner aussi simultanément les variables ([Chelldorfer et al., 2011](#)). Dans l'estimation des paramètres des modèles de croissance, de mortalité et de recrutement, il faudrait également prendre en compte la dépendance temporelle entre les mesures, qui est particulièrement importante pour la croissance ([Swaine et al., 1987](#)). Or les modèles régression en mélange ne tiennent pas compte de la structuration temporelle des observations. Nous pourrions donc, comme dans le travail présenté en annexe A, ajouter un effet aléatoire décrivant la dépendance temporelle, qui pourrait dépendre ou non du groupe d'espèces ([Chaubert-Pereira, 2008](#)).

Enfin, il serait intéressant d'étendre cette analyse de l'évolution de la composition floristique face à la sécheresse (à travers la définition de groupes de réponse des processus de la dynamique et la prédiction de la dynamique en fonction de scénarios climatiques) à d'autres forêts tropicales, la contrainte étant que les données doivent être issues de parcelles de suivi permanent annuel, sur une période d'au moins 10-12 années ([Wagner et al., 2010](#); [Clark and Clark, 2011](#)).



# Bibliographie

- Aerts, R. (1995). The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution*, 10 :402–407.
- Baker, T. R., Swaine, M. D., and Burslem, D. F. (2003). Variation in tropical forest growth rates : combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1-2) :21–36.
- Balas, N., Nicholson, S., and Klotter, D. (2007). The relationship of rainfall variability in west central africa to sea-surface temperature fluctuations. *International Journal of Climatology*, 27(10) :1335–1349.
- Bedel, F., Durrieu de Madron, L., Dupuy, B., Favrichon, V., Maître, H., Bar-Hen, A., and Narboni, P. (1998). Dynamique de croissance dans des peuplements exploités et éclaircis de forêt dense africaine. le dispositif de M'Baïki en république centrafricaine (1982-1995). *CIRAD Forêt, Montpellier. Série FORAFRI, document*, 1 :71.
- Biernacki, C., Celeux, G., and Govaert, G. (2000). Assessing a mixture model for clustering with the integrated completed likelihood. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, 22(7) :719–725.
- Biging, G. and Dobbertin, M. (1995). Evaluation of competition indices in individual tree growth models. *Forest Science*, 41(2) :360–377.
- Born, C. (2007). *Diversité génétique et dynamique des forêts d'Afrique centrale : une étude multi-échelle de la structure de la diversité génétique d'un arbre pionnier, Aucoumea klaineana*. Thèse de doctorat, Université de Montpellier 2, Montpellier, France.
- Boulvert, Y. (1986). Carte phytogéographique de la république centrafricaine :(feuille ouest-feuille est) à 1 : 1000000.
- Buongiorno, J. and Michie, B. R. (1980). A matrix model of uneven-aged forest management. *Forest Science*, 26(4) :609–625.
- Canadell, J., Jackson, R., Ehleringer, J., Mooney, H., O.E.Sala, and Schulze, E. (1996). Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, 108 :583–595.
- Cao, M., Zhang, Q., and Shugart, H. H. (2001). Dynamic responses of African ecosystem carbon cycling to climate change. *Climate Research*, 17(2) :183–193.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models, construction, analysis, and interpretation*. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Cazemier, D. R., Lagacherie, P., and Martin-Clouaire, R. (2001). A possibility theory approach for estimating available water capacity from imprecise information contained in soil databases. *Geoderma*, 103 :113–132.

- Ceccato, P., Bango, E., Ngouanze, F., and Damio, T. (1992). Annexe 1 : Etude pédologique des parcelles d'expérimentation des forêts de Boukoko et La Lolé (m'baïki) (république centrafricaine). Technical report, Projet de recherche forestière FAC / ARRF.
- Chaubert-Pereira, F. (2008). *Combinaisons markoviennes et semi-markoviennes de modèles de régression. Application à la croissance d'arbres forestiers*. PhD thesis, Montpellier II.
- Chelldorfer, J., Bühlmann, P., and van de Geer, S. (2011). Estimation for high-dimensional linear mixed-effects models using l1-penalization. *Scandinavian Journal of Statistics*, 38 :197–221.
- Clark, D. (2004). Sources or sinks ? the responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 359(1443) :477.
- Clark, D. and Clark, D. (1994). Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 82 :865–872.
- Clark, D., Piper, S., Keeling, C., and Clark, D. (2003a). Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(10) :5852.
- Clark, D., Piper, S., Keeling, C., and Clark, D. (2003b). Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000. *Proceedings of the national academy of sciences*, 100(10) :5852–5857.
- Clark, D. A. and Clark, D. B. (1992). Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*, 62(3) :315–344.
- Clark, D. A. and Clark, D. B. (2011). Assessing tropical forests' climatic sensitivities with long-term data. *Biotropica*, 43(1) :31–40.
- Comita, L. and Engelbrecht, B. (2009). Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology*, 90(10) :2755–2765.
- Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Perez, R., Lao, S., Angehr, G., Hubbell, S. P., and Foster, R. B. (2004). Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Niño dry season. *Journal of Tropical Ecology*, 20(1) :51–72.
- Condit, R., Hubbell, S., and Foster, R. (1995). Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*, 65(4) :419–439.
- Condit, R., Hubbell, S., and Foster, R. (1996). Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science*, 7(3) :405–416.
- Daïnou, K., Bizoux, J. P., Doucet, J. L., Mahy, G., Hardy, O. J. ., and Heuertz, M. (2010). Forest refugia revisited : nSSRs and cpDNA sequences support historical isolation in a wide-spread African tree with high colonization capacity, *Milicia excelsa* (Moraceae). *Molecular Ecology*, 19 :4462–4477.
- Delire, C., Ngomanda, A., and Jolly, D. (2008). Possible impacts of 21st century climate on vegetation in Central and West Africa. *Global and Planetary Change*, 64(1-2) :3–15.
- Dempster, A. P., Laird, N. M., and Rubin, D. B. (1977). Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 39(1) :1–38.
- Denslow, J. (1980). Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*, 12(2) :47–55.

- Diggle, P. J., Heagerty, P. J., Liang, K.-Y., and Zeger, S. L. (2003). *Analysis of longitudinal data*. 2nd ed. Oxford Statistical Science Series. 25. Oxford : Oxford University Press. xv, 379 p.
- Draper, N. and Smith, H. (1981). *Applied regression analysis*. 2nd ed. John Wiley and Sons, New York.
- Durrieu de Madron, L., Favrichon, V., Dupuy, B., Bar-Hen, A., Houde, L., and Maître, H. (1998a). Croissance et productivité en forêt dense humide : bilan des expérimentations dans le dispositif de mopri, côte d'Ivoire (1978–1992). *Série FORAFRI, CIRAD, Montpellier*, 3.
- Durrieu de Madron, L., Favrichon, V., Dupuy, B., Bar-Hen, A., and Maître, H. (1998b). Croissance et productivité en forêt dense humide : bilan des expérimentations dans le dispositif d'irobo, Côte d'Ivoire (1978–1990). *Série FORAFRI, CIRAD, Montpellier*, 2.
- Durrieu De Madron, L., Fontez, B., and Dipapoundji, B. (2000). Dégâts d'exploitation et de débardage en fonction de l'intensité d'exploitation en forêt dense humide d'Afrique centrale. *Bois et forêts des tropiques*, (264) :57–60.
- Durrieu De Madron, L., Forni, E., Karsenty, A., Loffeier, E., and Pierre, J. (1998). Le projet d'aménagement pilote intégré de dimako (Cameroun). *Série FORAFRI, CIRAD, Montpellier*, 7.
- Engelbrecht, B., Comita, L., Condit, R., Kursar, T., Tyree, M., Turner, B., and Hubbell, S. (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447(7140) :80–82.
- Enquist, B. and Enquist, C. (2011). Long-term change within a neotropical forest : assessing differential functional and floristic responses to disturbance and drought. *Global Change Biology*, 17(3) :1408–1424.
- FAO/IIASA/ISRIC/ISS-CAS/JRC (2009). Harmonized World Soil Database (version 1.1). FAO, Rome, Italy and IIASA, Laxenburg, Austria.
- Favrichon, V. (1995). *Modèle matriciel déterministe en temps discret ; Application à l'étude de la dynamique d'un peuplement forestier tropical humide (Guyane française)*. PhD thesis, Université Claude Bernard Lyon 1.
- Feeley, K., Davies, S., Perez, R., Hubbell, S., and Foster, R. (2011). Directional changes in the species composition of a tropical forest. *Ecology*, 92(4) :871–882.
- Franquin, P., Diziain, R., Cointepas, J., Boulvert, Y., and Rouget, B. (1988). *Agroclimatologie du Centrafrique*. ORSTOM, Paris.
- García-López, J. and Allué, C. (2011). Modelling phytoclimatic versatility as a large scale indicator of adaptive capacity to climate change in forest ecosystems. *Ecological Modelling*, 222(8) :1436–1447.
- Georgescu, V. (2010). *Classification de données multivariées multitypes basée sur des modèles de mélange. Application à l'étude d'assemblages d'espèces en écologie*. PhD thesis, d'Avignon et des Pays de Vaucluse.
- Gidoïn, C. (2010). Effets de la composition spécifique, de l'intensité des perturbations et des conditions environnementales sur l'accroissement en biomasse aérienne en forêt tropicale humide. Etude des dispositifs expérimentaux de Paracou en Guyane française et de M'Baïki en République Centrafricaine. Master's thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
- Gourlet-Fleury, S. (2003). Rapport de mission en République Centrafricaine, du 11/05/2003 au 18/05/2003. Suivi du dispositif sylvicole expérimental de m'baïki. Technical report, CIRAD.

- Gourlet-Fleury, S., Blanc, L., Picard, N., Sist, P., Dick, J., Nasi, R., Swaine, M. D., and Forni, E. (2005). Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics : looking for a strategy. *Annals of Forest Science*, 62(8) :785–796.
- Gourlet-Fleury, S., Cornu, G., Jéssel, S., Dessard, H., Jourget, J. G., Blanc, L., and Picard, N. (2005). Using models for predicting recovery and assessing tree species vulnerability in logged tropical forests : A case study from French Guiana. *Forest Ecology and Management*, 209(1-2) :69–85.
- Graham, E., Kitajima, S., Phillips, N., and Wright, S. (2003). Cloud cover limits net co<sub>2</sub> uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(2) :572–576.
- Grimm, V. (1999). Ten years of individual-based modelling in ecology : what have we learned and what could we learn in the future ? *Ecological Modelling*, 115(2-3) :129–148.
- Guennelon, R. (1994). *Pédologie 2. Constituants et propriétés du sol*, chapter Le sol et l'eau, pages pp. 395–428. Bonneau M., Souchier B.
- Hannah, L., Betts, R. A., and Shugart, H. H. (2011). *Tropical Rainforest Responses to Climatic Change (Second Edition) : Modeling future effects of climate change on tropical forests*, chapter 15, pages 411 – 429. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Hargrove, W. and Hoffman, F. (2004). Potential of multivariate quantitative methods for delineation and visualization of ecoregions. *Environmental Management*, 34 :39–60.
- Hastie, T., Tibshirani, R., and Friedman, J. H. (2001). *The Elements of Statistical Learning : Data Mining, Inference, and Prediction*. New York : Springer-Verlag.
- Hawthorne, W. (1995). *Ecological profiles of Ghanaian forest trees*. Oxford Forestry Institute, Department of Plant Sciences, University of Oxford.
- Hély, C., Bremond, L., Alleaume, S., Smith, B., Sykes, M. T., and Guiot, J. (2006). Sensitivity of African biomes to changes in the precipitation regime. *Global Ecology and Biogeography*, 15(3) :258–270.
- Henderson, C., Kempthorne, O., Searle, S., and Krosigk, C. v. (1959). The estimation of environmental and genetic trends from records subject to culling. *Biometrics*, 15 :192–218.
- Hulme, M., Doherty, R., Ngara, T., New, M., and Lister, D. (2001). African climate change : 1900-2100. *Climate Research*, 17 :145–168.
- Jackson, P., Cavelier, J., Goldstein, G., Meinzer, F., and Holbrook, N. (1995). Partitioning of water resources among plants of a lowland tropical forest. *Oecologia*, 101(2) :197–203.
- Jackson, R. B., Canadell, J., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E., and Schulze, E. D. (1996). A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108(3) :389–411.
- Kaye, T. and Pyke, D. (2003). The effect of stochastic technique on estimates of population viability from transition matrix models. *Ecology*, 84(6) :1464–1476.
- Khalili, A. and Chen, J. (2007). Variable selection in finite mixture of regression models. *Journal of the American Statistical Association*, 102(479) :1025–1038.
- Kokkila, T., Mäkelä, A., and Franc, A. (2006). Comparison of distance-dependent and distance-independent stand growth models—is perfect aggregation possible ? *Forest Science*, 52(6) :623–635.

- Laurance, W. F., Williamson, G. B., Delamônica, P., Oliveira, A., Lovejoy, T. E., Gascon, C., and Pohl, L. (2001). Effects of a strong drought on amazonian forest fragments and edges. *Journal of Tropical Ecology*, 17 :771–785.
- Leal, M. E. (2004). *The African rain forest during the Last Glacial Maximum, an archipelago of forests in a sea of grass*. PhD thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands.
- Lewis, S., Malhi, Y., and Phillips, O. (2004). Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 359(1443) :437.
- Liang, J. and Zhou, M. (2010). A geospatial model of forest dynamics with controlled trend surface. *Ecological Modelling*, 221(19) :2339–2352.
- Lingenfelder, M. and Newbery, D. (2009). On the detection of dynamic responses in a drought-perturbed tropical rainforest in Borneo. *Plant Ecology*, 201(1) :267–290.
- MacQueen, J. B. (1967). Some methods for classification and analysis of multivariate observations. In Cam, L. M. L. and Neyman, J., editors, *Proc. of the fifth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*, volume 1, pages 281–297. University of California Press.
- Maley, J. (1989). Late Quaternary climatic changes in the African rain forest : forest refugia and the major role of sea-surface temperature variations. In Leinen, M. and Sarnthein, M., editors, *Paleoclimatology and Paleometeorology : Modern and Past Patterns of Global Atmospheric Transport*, number 282 in NATO ASI Series. Series C : Mathematical and Physical Sciences, pages 585–616, Dordrecht, The Netherlands. Kluwer Academic.
- Malhi, Y. and Wright, J. (2004). Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 259 :311 :329.
- McCullagh, P. and Nelder, J. (1989). *Generalized linear models*. 2nd ed. Chapman and Hall.
- McCulloch, C. E., Searle, S. R., and Neuhaus, J. M. (2008). *Generalized, linear, and mixed models*. 2nd ed. John Wiley and Sons.
- McLachlan, G. and Peel, D. (2000). *Finite mixture models*. Wiley, New York.
- Michie, B. R. and Buongiorno, J. (1984). Estimation of a matrix model of forest growth from re-measured permanent plots. *Forest Ecology and Management*, 8 :127–135.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human Well-being : Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Nakagawa, M., Tanaka, K., Nakashizuka, T., Ohkubo, T., Kato, T., Maeda, T., Sato, K., Miguchi, H., Nagamasu, H., Ogino, K., Teo, S., Hamid, A., and Seng, L. (2000). Impact of severe drought associated with the 1997-1998 El Niño in a tropical forest in Sarawak. *Journal of Tropical Ecology*, 16 :355–367.
- Nath, C., Dattaraja, H., Suresh, H., Joshi, N., and Sukumar, R. (2006). Patterns of tree growth in relation to environmental variability in the tropical dry deciduous forest at mudumalai, southern india. *Journal of Biosciences*, 31(5) :651–669.
- Nepstad, D., Lefebvre, P., Silva, U. L. D., Tomasella, J., Schlesinger, P., Solorzano, L., Moutinho, P., Ray, D., and Benito, J. G. (2004). Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth : a basin-wide analysis. *Global Change Biology*, 10 :704–717.

- Nepstad, D. C., Tohver, I. M., Ray, D., Moutinho, P., and Cardinot, G. (2007). Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon Forest. *Ecology*, 88(9) :2259–2269.
- Newbery, D. and Lingenfelder, M. (2009). Plurality of tree species responses to drought perturbation in bornean tropical rain forest. *Plant Ecology*, 201(1) :147–167.
- Newbery, D., Lingenfelder, M., Poltz, K., Ong, R., and Ridsdale, C. (2011). Growth responses of understorey trees to drought perturbation in tropical rainforest in Borneo. *Forest Ecology and Management*, 262(12) :2095–2107.
- Ngomanda, A., Neumann, K., Schweizer, A., and Maley, J. (2009). Seasonality change and the third millennium BP rainforest crisis in southern Cameroon (Central Africa). *Quaternary Research*, 71 :307–318.
- Oldeman, R. and Van Dijk, J. (1991). Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. *Rain forest Regeneration and Management. Unesco/ Parthenon Publishing Group, Paris, France*, pages 21–65.
- Ouédraogo, D. Y. (2008). Pluviosité et croissance radiale annuelle des arbres d'une forêt semi-décidue en république centrafricaine. Master's thesis, Université Montpellier 2.
- Pastor, J. and Post, W. (1988). Response of northern forests to CO<sub>2</sub>-induced climate change. *Nature*, 334(6177) :55–58.
- Pearson, R., Dawson, T., Berry, P., and Harrison, P. (2002). Species : a spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling*, 154(3) :289–300.
- Phillips, O., Aragão, L., Lewis, S., Fisher, J., Lloyd, J., López-González, G., Malhi, Y., Monteagudo, A., Peacock, J., Quesada, C., et al. (2009). Drought sensitivity of the amazon rainforest. *Science*, 323(5919) :1344.
- Phillips, O. L., van der Heijden, G., Lewis, S. L., López-González, G., Aragão, L. E. O. C., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Almeida, S., Dávila, E. A., Amaral, I., Andelman, S., Andrade, A., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T. R., Blanc, L., Bonal, D., de Oliveira, A. C. A., Chao, K.-J., Cardozo, N. D., da Costa, L., Feldpausch, T. R., Fisher, J. B., Fyllas, N. M., Freitas, M. A., Galbraith, D., Gloor, E., Higuchi, N., Honorio, E., Jiménez, E., Keeling, H., Killeen, T. J., Lovett, J. C., Meir, P., Mendoza, C., Morel, A., Vargas, P. N., Patiño, S., Peh, K. S.-H., Cruz, A. P., Prieto, A., Quesada, C. A., Ramírez, F., Ramírez, H., Rudas, A., Salamão, R., Schwarz, M., Silva, J., Silveira, M., Ferry Slik, J. W., Sonké, B., Thomas, A. S., Stropp, J., Taplin, J. R. D., Vásquez, R., and Vilanova, E. (2010). Drought–mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist*, 187(3) :631–646.
- Picard, N., Bar-Hen, A., and Gourlet-Fleury, S. (2007). Estimator of upgrowth transition rates for size-classified matrix from small samples. *Ecological Modelling*, 204 :59–69.
- Picard, N., Bar-Hen, A., and Guédon, Y. (2003). Modelling diameter class distribution with a second-order matrix model. *Forest Ecology and Management*, 180 :389–400.
- Picard, N. and Gourlet-Fleury, S. (2008). *Manuel de référence pour l'installation de dispositifs permanents en forêt de production dans le Bassin du Congo*. COMIFAC.
- Picard, N., Mortier, F., and Chagneau, P. (2008). Influence of estimators of the vital rates in the stock recovery rate when using matrix models for tropical rainforests. *Ecological Modelling*, 214 :349–360.
- Picard, N., Ouédraogo, D., and Bar-Hen, A. (2010). Choosing classes for size projection matrix models. *Ecological Modelling*, 221 :2270–2279.



- Porté, A. and Bartelink, H. H. (2002). Modelling mixed forest growth : a review of models for forest management. *Ecological Modelling*, 150 :141–188.
- Potts, M. (2003). Drought in a Bornean everwet rain forest. *Journal of Ecology*, 91(3) :467–474.
- Prentice, I. C., Sykes, M., and Cramer, W. (1993). A simulation model for the transient effects of climate change on forest landscapes. *Ecological Modelling*, 65(1-2) :51–70.
- Prévost, M. and Puig, H. (1981). Accroissement diamétral des arbres en guyane : observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. *Bulletin du Musée National d'histoire Naturelle de Paris*, 2 :147–171.
- R Development Core Team (2009). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reich, P. and Borchert, R. (1984). Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of costa rica. *Journal of Ecology*, 72(1) :61–74.
- Rogers-Bennett, L. and Rogers, D. W. (2006). A semi-empirical growth estimation method for matrix models of endangered species. *Ecological Modelling*, 195 :237–246.
- Ruiz Pérez, M., Ezzine de Blas, D., Nasi, R., Sayer, J. A., Sassen, M., Angoué, C., Gami, N., Ndoye, O., Ngono, G., Nguinguiri, J.-C., Nzala, D., Toirambe, B., and Yalibanda, Y. (2005). Logging in the congo basin : A multi-country characterization of timber companies. *Forest Ecology and Management*, 214 :221–236.
- Sable, S. E. and Rose, K. A. (2008). A comparison of individual-based and matrix projection models for simulating yellow perch population dynamics in Oneida Lake, New York, USA. *Ecological Modelling*, 215(1-3) :105–121.
- Scheiter, S. and Higgins, S. I. (2009). Impacts of climate change on the vegetation of Africa : an adaptive dynamic vegetation modelling approach. *Global Change Biology*, 15 :2224–2246.
- Shao, G. (1996). Potential impacts of climate change on a mixed broadleaved-Korean pine forest stand : A gap model approach. *Climatic Change*, 34(2) :263–268.
- Slik, J. W. F. (2004). El nino droughts and their effects on tree species composition and diversity in tropical rain forests. *Oecologia*, 141(1) :114–120.
- Solomon, A. (1986). Transient response of forests to co 2-induced climate change : simulation modeling experiments in eastern north america. *Oecologia*, 68(4) :567–579.
- Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K., Tignor, M., and Miller, H. (2007). IPCC, 2007 : Climate change 2007 : The physical science basis. contribution of working group i to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.
- Swaine, M. D. (1996). Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in ghana. *Journal of Ecology*, 84(3) :419–428.
- Swaine, M. D., Lieberman, D., and Putz, F. E. (1987). The dynamics of tree populations in tropical forest : a review. *Journal of Tropical Ecology*, 3(4) :359–366.
- Talkkari, A., Kellomäki, S., and Peltola, H. (1999). Bridging a gap between a gap model and a physiological model for calculating the effect of temperature on forest growth under boreal conditions. *Forest Ecology and Management*, 119(1-3) :137–150.

- Tibshirani, R. (1996). Regression shrinkage and selection via the lasso. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 58(1) :267–288.
- Tran-Hoang, A., Valiergue, L., and Claude, S. (1987). Résultat des techniques de dévitalisation d'arbres au sein du dispositif de recherche en forêt naturelle (boukoko et la lolé). Technical report, CTFT.
- Trottier, C. (1998). *Estimation dans les modèles linéaires généralisés à effets aléatoires*. PhD thesis, 'Institut National Polytechnique de Grenoble.
- Usher, M. (1966). A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. *Journal of Applied Ecology*, 3 :355–367.
- Usher, M. (1969). A matrix model for forest management. *Journal of Biometric Society*, 25 :309–315.
- Van Nes, E. H. and Scheffer, M. M. (2005). A strategy to improve the contribution of complex simulation models to ecological theory. *Ecological Modelling*, 185(2-4) :153–164.
- Van Nieuwstadt, M. and Sheil, D. (2005). Drought, fire and tree survival in a borneo rain forest, east kalimantan, indonesia. *Journal of Ecology*, 93(1) :191–201.
- Veenendaal, E., Swaine, M., Agyeman, V., Blay, D., Abebrese, I., and Mullins, C. (1996). Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. *Journal of Ecology*, 84(1) :83–90.
- Verbeke, G. and Molenberghs, G. (2009). *Linear mixed models for longitudinal data*. Springer Verlag.
- Wagner, F., Hérault, B., Stahl, C., Bonal, D., and Rossi, V. (2011). Modeling water availability for trees in tropical forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(9) :1202–1213.
- Wagner, F., Rutishauser, E., Blanc, L., and Herault, B. (2010). Effects of plot size and census interval on descriptors of forest structure and dynamics. *Biotropica*, 42(6) :664–671.
- Worbes (1999). Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the caparo forest reserve in venezuela. *Journal of Ecology*, 87 :391–403.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M.-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J., and Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985) :821–827.
- Zetlaoui, M. (2006). *Aspects statistiques de la stabilité en dynamique des populations : application au modèle de Usher en foresterie*. PhD thesis, Université Paris XI.
- Zou, H. (2006). The adaptive lasso and its oracle properties. *Journal of the American Statistical Association*, 101(476) :1418–1429.



## Annexe A

# Thinning after selective logging facilitates floristic composition recovery in a tropical rain forest of Central Africa

D.-Y. Ouédraogo, D. Beina, N. Picard, F. Mortier, F. Baya, and S. Gourlet-Fleury.

*Forest Ecology and Management* (2011). In press.

doi :10.1016/j.foreco.2011.08.009

ARTICLE IN PRESS

Forest Ecology and Management xxx (2011) xxx–xxx



Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/foreco](http://www.elsevier.com/locate/foreco)



## Thinning after selective logging facilitates floristic composition recovery in a tropical rain forest of Central Africa

D.-Y. Ouédraogo<sup>a,\*</sup>, D. Beina<sup>c</sup>, N. Picard<sup>b</sup>, F. Mortier<sup>a</sup>, F. Baya<sup>d</sup>, S. Gourlet-Fleury<sup>a</sup>

<sup>a</sup> CIRAD-ES, UR Biens et Services des Ecosystèmes Forestiers Tropicaux, Campus International de Baillarguet TA C-105/D, 34398 Montpellier Cedex 5, France

<sup>b</sup> CIRAD, BP 4035 Libreville, Gabon

<sup>c</sup> Université de Bangui – CERPHAMETA, BP 1450 Bangui, Central African Republic

<sup>d</sup> MEFCPE, BP 830 Bangui, Central African Republic

## **Thinning after selective logging facilitates floristic composition recovery in a tropical rain forest of Central Africa**

D.-Y. Ouédraogo<sup>1</sup>, D. Beina<sup>3</sup>, N. Picard<sup>2</sup>, F. Mortier<sup>1</sup>, F. Baya<sup>4</sup>, and S. Gourlet-Fleury<sup>1</sup>

1. CIRAD-ES, UR Biens et Services des Ecosystèmes Forestiers Tropicaux, Campus International de Baillarguet TA C-105/D, 34398 Montpellier Cedex 5, France
2. CIRAD, BP 4035, Libreville, Gabon
3. Université de Bangui - CERPHAMETA, BP 1450, Bangui, Central African Republic
4. MEFCPE, BP 830, Bangui, Central African Republic

Address for editorial correspondence: Dakis-Yaoba Ouédraogo, CIRAD, TA C-105/D Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier, France.

Email: [dakis-yaoba.ouedraogo@cirad.fr](mailto:dakis-yaoba.ouedraogo@cirad.fr)

**Abstract** In the Congo Basin, where most timber species are light-demanding, the low logging intensities commonly implemented (1-2 trees harvested  $\text{ha}^{-1}$ ) do not provide sufficient canopy gaps to ensure species regeneration. The regeneration of light-demanding timber species may therefore benefit from more intensive logging, or from post-harvest treatments such as thinning by poison girdling that increases light penetration. Little is known of the impact of post-harvest treatments on the floristic composition of tropical moist forests. This study therefore aimed to assess the effects of low and high selective logging ( $\simeq 2.33$  and  $4.73$  trees harvested  $\text{ha}^{-1}$ , and  $\simeq 4.96$  and  $9.16 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  of basal area removed (logging + damage), respectively) - followed or not by thinning ( $\simeq 21.14$  trees thinned  $\text{ha}^{-1}$ , and  $\simeq 6.57 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  of basal area removed) - on the floristic composition of a tropical moist forest in the Central African Republic, from 7 to 23 years after logging.

We analyzed abundance data for 110 tree genera recorded every year for 14 years in 25 1-ha permanent subplots. We used multivariate analysis to detect floristic variations between treatments and we assessed changes in floristic composition throughout the period. We compared floristic composition recovery between thinned and unthinned subplots, using unlogged subplots as a reference characterizing the pre-logging floristic composition.

Logging and thinning had little impact on the floristic composition of the subplots as quantified 7 to 23 years later, though they did increase the proportion of pioneer species. Surprisingly, additional thinning at both logging levels failed to further distance floristic composition from that of the unlogged subplots, though it did increase disturbance intensity. Floristic composition recovery appeared to be facilitated when thinning was associated with logging. Thinning seemed to favor the growth and survival of non pioneer species, to the detriment of pioneer species. These non pioneer species could either be non pioneer light demanders or shade-bearers. One explanation for this is that thinning by tree-poison girdling increased light availability without causing major damage to the forest, and thus increased the growth and survival of advance regeneration. The resulting enhanced competition then reduced the survival of pioneer species.

**Keyword** tropical forest management, floristic composition, selective logging, thinning, Central African Republic, Congo Basin

## A.1 Introduction

Sustainable forest management (SFM) focuses on the sustainability of many forest products and services over long periods of time (Pearce et al., 2003). One of the principal aims of SFM is to maintain timber stocks. In the Congo Basin, logging intensity is generally low, with 1 or 2 trees being harvested per hectare (Karsenty and Gourlet-Fleury, 2006). This selective logging alters the physical structure of forests, in particular by opening the canopy and the understory, and by modifying soil structure (Bawa and Seidler, 1998). Locally, this opening of the canopy changes species assemblage by modifying the prevailing conditions for species germination and establishment. Most floristic changes occur immediately after logging (Baxter and Norton, 1989), with an increase in the abundance of pioneer species (Primack and Lee, 1991). Also, the initial floristic composition generally recovers rapidly after low-intensity selective logging. For instance, Van Gernerden et al. (2003) working in Cameroon found that low-intensity logged sites were floristically similar to old growth forests 14 years after logging, and Ter Steege et al. (2002) working in Central Guyana found little change in overall species composition on a large-scale after 75 years of more or less continuous selective harvesting.

Because most timber species in these forests are light-demanding (Doucet, 2003; Hawthorne, 1995) and require high light environments at the seedling stage for survival and growth (Makana and Thomas, 2005, 2006), low logging intensities do not open the canopy sufficiently to ensure their regeneration (Aubréville, 1947; Foury, 1956; Hall et al., 2003). The regeneration of light-demanding timber species may therefore benefit from more intensive logging, or from additional silvicultural treatments, such as thinning, that increase light penetration (Peña-Claros et al., 2008a,b). The question then arises of the extent to which such post-harvest treatments impact the dynamics of non timber species.

Previous studies have analyzed the impact of post-harvest treatments (*i.e.* liberation, thinning) on tree growth, mortality and/or recruitment, and focused on commercial species (De Graaf et al., 1999; Finegan and Camacho, 1999; Finegan et al., 1999; Forget et al., 2001; Gourlet-Fleury et al., 2004; Guariguata, 1999; Verwer et al., 2008; Villegas et al., 2009). Conversely, little is known of the impact of post-harvest treatments on floristic composition in tropical moist forests.

In this study we aimed to assess the effects of low and high selective logging ( $\simeq 2.33$  and  $4.73$  trees harvested  $\text{ha}^{-1}$ , and  $\simeq 4.96$  and  $9.16 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  of basal area removed, respectively) - followed or not by post-harvest treatment - on the floristic composition of a tropical moist forest in the Central African Republic, from 7 to 23 years after logging. The post-harvest treatment performed was thinning by poison girdling ( $\simeq 21.14$  trees thinned  $\text{ha}^{-1}$ , and  $\simeq 6.57 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  of basal area removed). We expected

- floristic differences with respect to unlogged subplots to increase with disturbance intensity, mainly due to an increased proportion of pioneer species;
- the highest logging intensity to have a greater effect on floristic composition, and thinning to further accentuate this effect;
- additional thinning to slow a possible return to the initial floristic composition, because it increases disturbance intensity.

## A.2 Materials and methods

### A.2.1 Study site

The study was conducted in the lowland semi-evergreen moist forest of M'Baïki (3.50°N and 18°E), Central African Republic (Fig. A.1). Average annual rainfall is 1739 mm (1981-2008 period) with a 3-month dry season (December-February), and annual average monthly temperature is 24.9°C (range 19.6°C - 30.2°C, 1981-1989 period) (Station Météorologique de Boukoko, A. Ougou pers. comm.). The forest is dominated by *Celtis zenkeri* Engl. (Ulmaceae), *Staudtia kamerunensis* var. *gabonensis* (Warb.) Fouill. (Myristicaceae), *Coelocaryon preussii* Warb. (Myristicaceae), *Garcinia punctata* Oliv. (Clusiaceae), *Carapa procera* DC. (Meliaceae), and *Dasylepis seretii* De Wild. (Flacourtiaceae). Soils are Ferralsols (FAO classification), and were described by Ceccato et al. (1992) as deep soils, gravelly soils, or deep gravelly soils, depending on the subplot.

The M'Baïki experimental site consists of 10 permanent sample plots (PSP), each of 4 ha (200 m × 200 m) established in two forests less than 10 km apart (Boukoko forest with two blocks of 3 PSPs; La Lolé forest with one block of 4 PSPs; Bedel et al., 1998).

These PSP have been inventoried every year since 1982 (except in 1997, 1999, and 2001): all trees  $\geq 10$  cm diameter at breast height (dbh) are individually marked, and every year are measured for dbh and spatially located. All species present are identified and dead trees and newly recruited trees with dbh  $\geq 10$  cm are surveyed.

Seven of the ten plots were selectively logged between the 1984 and 1985 inventories. Three plots were left as controls. Logging consisted in harvesting trees with dbh  $\geq 80$  cm if belonging to one of 16 commercial species, including ayous (*Triplochiton scleroxylon*) and sapelli (*Entandrophragma cylindricum*), the second and the third most harvested species in the Congo Basin (Ruiz Pérez et al., 2005). Four of the seven plots logged were thinned two years after logging to increase light penetration. Thinning consisted in poison girdling all non-timber trees with dbh  $\geq 50$  cm (continuous rings 4-5 cm deep, where Triclopyr herbicide (Garlon 4E® 480 g/L butylglycol ester) was immediately poured from a burette (60% concentration), Tran-Hoang et al., 1987). This process was completed by cutting all lianas in the entire plot, and for one plot, by systematically removing *Musanga cecropioides* pioneer trees.

### A.2.2 Experimental design

Because logging intensity was not homogeneous across the seven 4 -ha plots defined in Bedel et al. (1998), we split the initial plots into four 100 m × 100 m subplots and used these as our statistical units. We therefore used 40 unit subplots (Fig. A.1). Each treated 1 -ha subplot encompassed felling gaps, skid trails, and undisturbed areas, thus corresponding to only part of the total damage veritably linked to logging operations. We *a posteriori* defined five treatments according to (i) the proportion of basal area harvested, (ii) the proportion of basal area lost by logging damage, and (iii) the proportion of basal area removed by thinning (Fig. A.2). These proportions were computed for each subplot by dividing the basal area of dead trees (in m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>) - due to each type of disturbance - by the basal area of live trees in 1982. Average



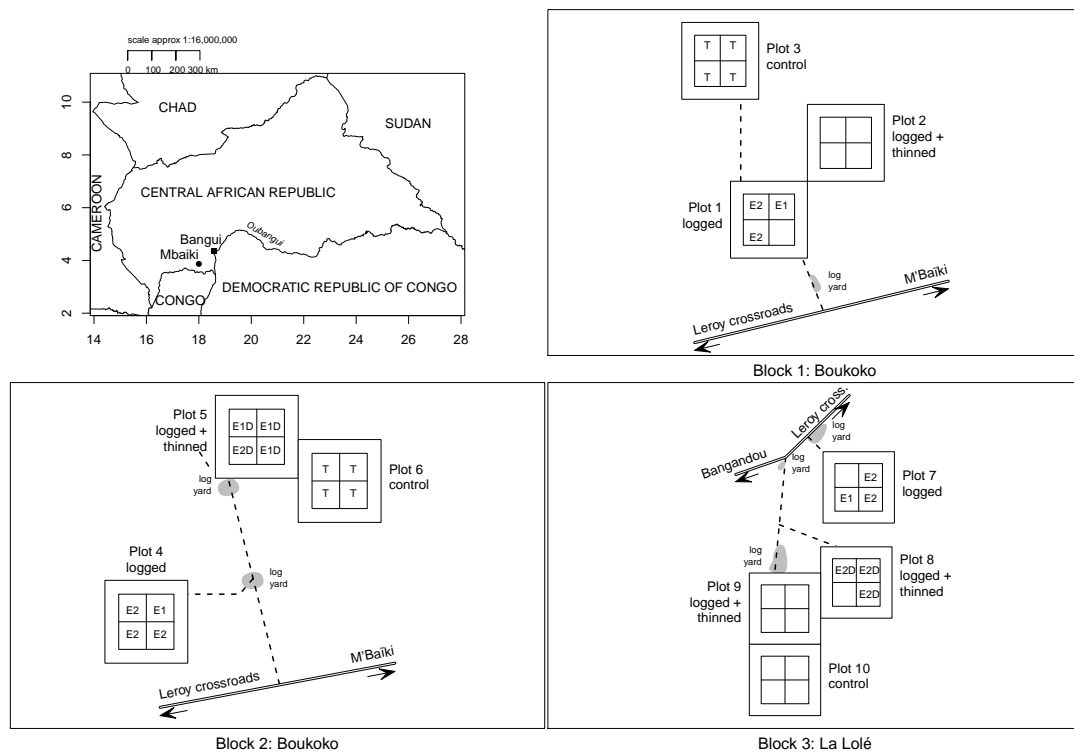


Figure A.1: Location of the study site in Central Africa and spatial distribution of the 5 treatments. The 5 treatments consisted of light logging (E1); heavy logging (E2); light logging and thinning (E1D); heavy logging and thinning (E2D); and no logging (T).

Table A.1: Average stem density in 1992 ( $N_{1992}$ ) and in 2008 ( $N_{2008}$ ) for each treatment, and average number of trees felled by harvest (1984–85), logging damage (1984–1986), thinning (1986–87), or natural treefall (2002–08), for each of the treatments. Numbers in brackets are the minimum and the maximum.

Treatment	$N_{1992}$	$N_{2008}$	Harvest	Logging damage	Thinning	Treefall
E1	596±75	627±46	2.33±0.58	56.67±39.21		
(n=3)	(509–641)	(574–656)	(2–3)	(20–98)		
E2	593±32	607±23	5.14±1.35	105.71±35.29		
(n=7)	(539–620)	(582–644)	(4–7)	(60–147)		
E1D	713±37	719±36	2.33±0.58	61±6.24	19.67±5.51	
(n=3)	(674–747)	(678–742)	(2–3)	(56–68)	(16–26)	
E2D	626±49	689±48	4±0.82	74±36.38	22.25±4.5	
(n=4)	(577–688)	(634–750)	(3–5)	(40–117)	(16–26)	
Unlogged	627±21	669±55				1.89±1.72
(n=8)	(597–656)	(600–739)				(0–16)

tree annual diameter increment and average annual recruitment rate were calculated for each subplot in order to take account of growth and recruitment responses to disturbance when assigning a subplot to a treatment.

The five treatments defined included 2 levels of logging (Table A.1) applied alone (E1, E2, disturbance intensity  $\approx 15\%$  and  $29\%$  of basal area lost, respectively), or combined with thinning (E1D, E2D, disturbance intensity  $\approx 37\%$  and  $42\%$  of basal area lost, respectively). We used unlogged subplots (T), with natural treefalls only ( $\approx 0.26\%$  trees  $\text{ha}^{-1} \text{year}^{-1}$ ), as the reference to compare anthropic with natural disturbances. The five treatments E1, E2, E1D, E2D and T were repeated 3, 7, 5, 4, and 8 times respectively (Table A.1), leading to an unbalanced experimental design (Fig. A.1). Fifteen subplots out of 40 were removed from the analysis because of accidental fires in 1982–1983 and 1996–98, or because treatments were not repeated, or because the *M. cecropioides* species had been entirely eliminated.

### A.2.3 Floristic data

The initial 1982 species description was partial as it targeted only species with actual or potential commercial value. A more complete botanical survey was conducted in 1992. Hence, it was impossible to compare floristic compositions before and after logging, and we therefore used 1992 as the starting point for this study. An ongoing botanical survey showed that some confusion nevertheless remained in the 239 species and morphospecies identified at the site. We therefore decided to conduct the analysis at the genus level.

We used the abundance (number of stems per subplot) of 110 genera recorded over 14 years (1992–1996, 1998, 2000, 2002–2008) in 25 subplots. Only genera with 10 or more individuals recorded for each year were included in the analysis. Most of the genera contained only one species (85 out of 110). In this case, we referred to the genus as a species.

Species light requirement was defined on the basis of Hawthorne (1995)’s typology, complemented by field knowledge (J.-L. Doucet, *personal communication*). One of three types was assigned to each species: pioneer (P), non pioneer light demander (NPLD), and shade bearer (SB). Genera that contained a single or several species with the same requirement inherited this requirement. The light requirements

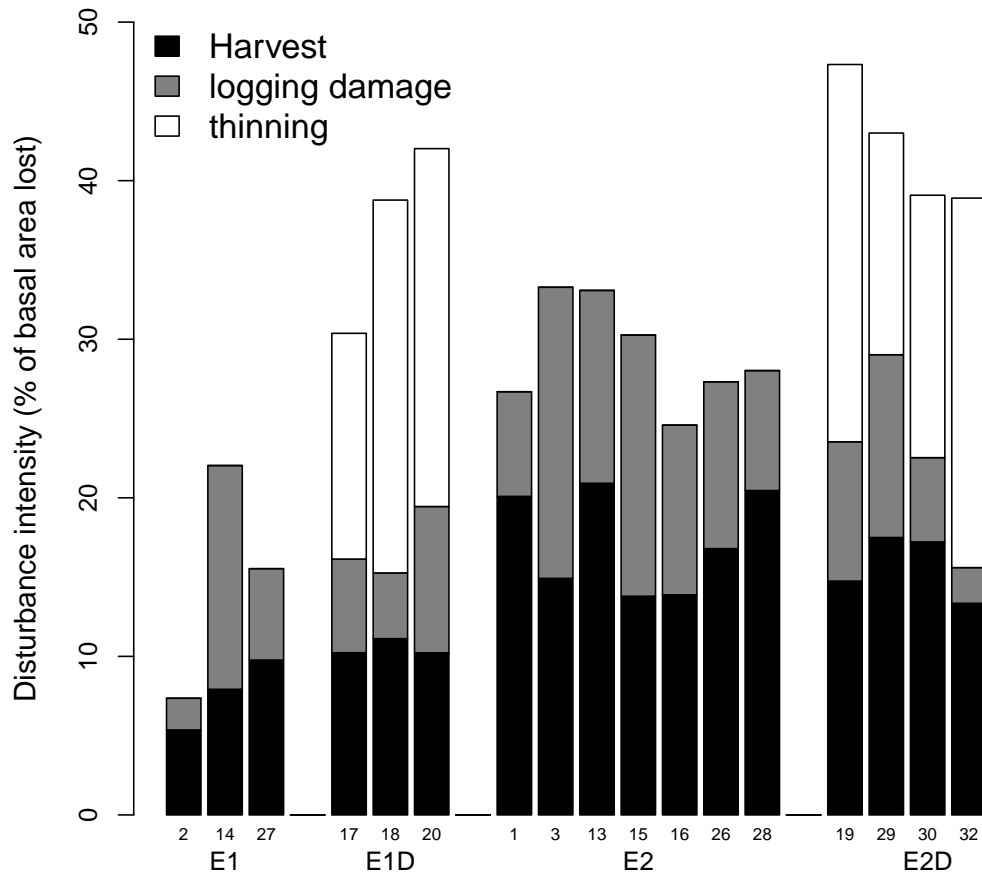


Figure A.2: Disturbance intensities expressed as a proportion of basal area lost due to logging, logging damage, and thinning, with respect to the basal area of live trees before disturbance (in 1982), for each subplot. Subplots are grouped by treatment: lightly logged (E1), heavily logged (E2), lightly logged and thinned (E1D); and heavily logged and thinned (E2D) subplots. The numbers under the bars are subplot numbers. Total disturbance intensities are highly variable within treatments. Logging damage ranged between 2 and 14 % for E1 and between 2 and 18% for E2.

of other genera remained undefined.

## A.2.4 Data analysis

The impact of the five treatments on floristic composition was assessed 7 to 23 years after logging. The floristic composition observed resulted, on the one hand from seed germination then on seedling and sapling survival and growth up to 10 cm dbh, and on the other hand from tree ( $\text{dbh} \geq 10\text{cm}$ ) survival.

First, we used a multivariate analysis to detect floristic variations between the 25 subplots on the basis of the five treatments. We also assessed time-course changes in the floristic composition of the different subplots from 7 to 23 years after logging. Second, we assessed the effect of thinning on floristic composition recovery by measuring the floristic similarity between logged and logged + thinned subplots and each of the unlogged subplots, after assuming that the latter represents the pre-disturbance floristic composition. Finally, we modeled the abundance of each genus in relation to treatment, time after treatment, and forest, using a generalized linear mixed model (see section A.2.4).

### Ordinating the subplots

We simultaneously characterized floristic variations between the subplots and time-course changes in subplot floristic composition using Foucart's Correspondence Analysis (CA) (Blanc et al., 1998; Foucart, 1984). This corresponds to a K-tables CA (one contingency table per year, each table with the same rows and the same columns). Each table  $X_i$  was transformed by  $P_i = X_i / \sum X_i$  to obtain relative abundance. Average  $\bar{P}$  for all  $P_i$  was then computed and a CA was performed on this average table (called the compromise table). The initial rows (subplots) and columns (genera) were projected as supplementary elements. The analysis was performed using the ade4 package of R statistical software (R Development Core Team, 2009). We used Welch's one-way analysis of variance (Welch's ANOVA) to test whether treatments or blocks explained the subplot scores on the first or the second axis. We used Dunnett's modified Tukey-Kramer pairwise multiple comparison test to test for significant differences in subplot scores between treatments or blocks.

### Measuring the effect of thinning on floristic composition recovery

We measured differences in floristic composition recovery between thinned and unthinned subplots by assessing floristic similarity with unlogged subplots in 1992 and 2008, after assuming that these unlogged subplots represent the pre-logging floristic composition. We also assumed that the initial floristic variability among logged and logged + thinned subplots was the same as the variability noted among unlogged subplots.

We assessed the similarity in floristic composition between logged and logged + thinned subplots and each of the unlogged subplots using the  $\chi^2$  distance, given that the subplots ordination by CA is based on  $\chi^2$  distance. The lower the  $\chi^2$  value the greater the floristic similarity with unlogged subplots. Replacing the  $\chi^2$  distance by the widely used Morisita's index of similarity (Wolda, 1981) did not challenge our results.

We used the Wilcoxon rank sum test to test whether the E1 subplots were more similar to unlogged subplots than were the E1D subplots, and whether the E2 subplots were more similar to unlogged subplots than were the E2D subplots, both in 1992 and 2008. We used the Wilcoxon matched-pairs signed rank test to test whether floristic similarity with unlogged subplots significantly increased over time, *i.e.* we tested whether subplots E1, E1D, E2, and E2D were more similar to unlogged subplots in 2008 than in 1992.

## Modelling genus abundance

In order to identify which genera were favored or inhibited by the treatments, we modeled genus abundance. We used a generalized linear mixed model because such models provide an approach to the analysis of longitudinal data (Verbeke and Molenberghs, 2009), and because generalized linear models are recommended for count (thus non normal) data (Bolker et al., 2009). We assumed that the vector of repeated measurements on the genus in subplot  $i$  followed a Poisson distribution. The intercept of the model was subplot-specific (random effect), whereas the other regression parameters were the same for all subplots within a treatment or within a forest (fixed effects). For each genus, the model may be written as

$$\begin{aligned} Y_{it} &\sim P(\lambda_{it}) \\ \log(\lambda_{it}|b_i) &= \alpha_j + \beta_j * t + \theta_f + b_i \\ \text{with } b_i &\sim \mathcal{N}(0, \sigma_b^2) \end{aligned} \tag{A.1}$$

where  $Y_{it}$  is the number of stems corresponding to the genus in subplot  $i$  recorded at time  $t$ ,  $\alpha_j$  is the coefficient for the fixed treatment effect  $j$  on genus abundance,  $\beta_j$  is the coefficient for the fixed time effect in treatment  $j$ ,  $\theta_f$  is the coefficient for the fixed forest effect,  $b_i$  is the random subplot effect, and  $\sigma_b^2$  is the variance of the random effect.

The analysis was performed using the lme4 package in R statistical software (R Development Core Team, 2009).

## A.3 Results

### A.3.1 Floristic heterogeneity and changes according to subplot and time

#### Floristic variation among subplots

Foucart's CA separated subplots and genera along a first axis that explained 14.2% of the total variance, and along a second axis that explained 11.9% of the total variance (Fig. A.3). The third axis (10.2% of the total variance) mainly explained floristic differences between unlogged subplots (results not detailed).

The first axis may be interpreted as a disturbance gradient, with unlogged subplots (T) opposed to heavily logged subplots (E2). Lightly logged, and logged and thinned subplots (E1, E1D, E2D) were located at the middle of the disturbance gradient (Fig. A.4(a)). Heavily logged subplots were mainly characterized by the early pioneer species *Musanga cecropioides*, the pioneers *Ricinodendron heudelotii*, *Macaranga*

*spp.*, and *Terminalia superba*, but also the shade bearer species *Angylocalyx pynaertii* (Table A.2, Fig. A.3(b)). Unlogged subplots were characterized by the shade bearer species *Dichostemma glaucescens* and *Rinorea oblongifolia* (Table A.2, Fig. A.3(b)).

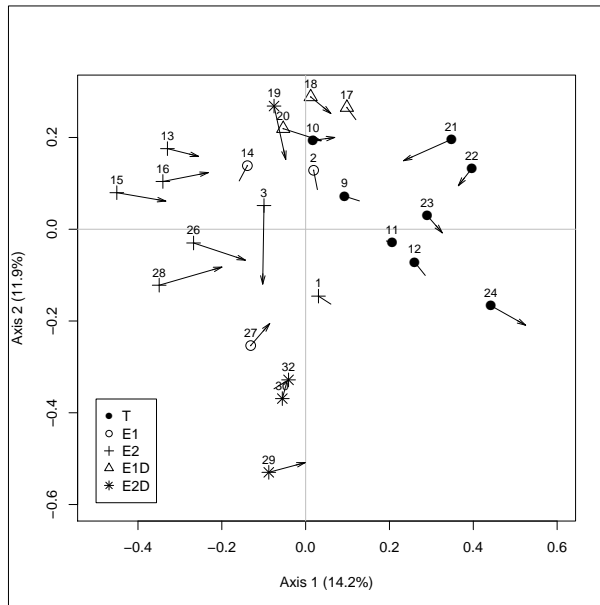
The second axis showed floristic composition differences between the forests: subplots in the La Lolé forest (block 3) being different from those in the Boukoko forest (block 1 and 2, Fig. A.4(b)). The La Lolé forest was mainly characterized by the shade bearer species *Rinorea oblongifolia*, *Manilkara spp.* and *Diospyros spp.*, and the pioneer species *Tetrorchidium didymostemon* and *Dictyandra arborescens* (Table A.2, Fig. A.3(b)). The Boukoko forest was characterized by the shade bearer species *Pausinystalia macroceras*. Floristic differences between the two forests were mainly due to shade bearer species.

Table A.2: Genera that contributed most to the decomposition of inertia of the first factorial map. Their scores on axes, contribution to axes inertia ("Cont."), and species light requirements (Pioneer, Non Pioneer Light Demander, Shade Bearer) are shown.

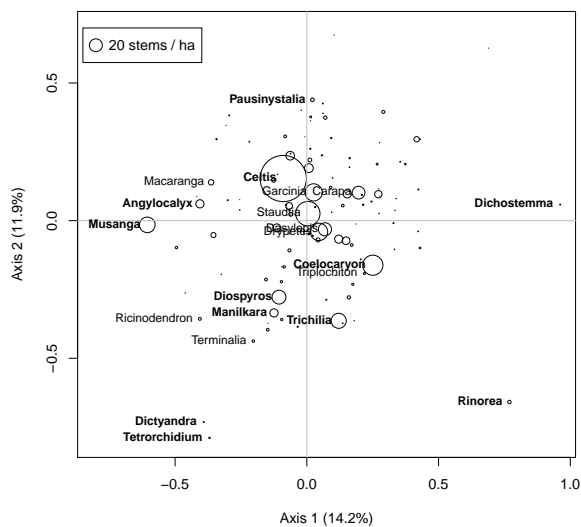
	Genus	Score	Cont. (%)	Species	Guild
Axis 1	<i>Musanga</i>	-0.61	26.40	<i>M. cecropioides</i>	P
	<i>Angylocalyx</i>	-0.41	6.24	<i>A. pynaertii</i>	SB
	<i>Coelocaryon</i>	0.25	5.83	<i>C. preussii</i>	NPLD
	<i>Rinorea</i>	0.77	9.37	<i>R. oblongifolia</i>	SB
	<i>Dichostemma</i>	0.96	4.47	<i>D. glaucescens</i>	P
Axis 2	<i>Tetrorchidium</i>	-0.79	5.09	<i>T. didymostemon</i>	P
	<i>Dictyandra</i>	-0.73	2.99	<i>D. arborescens</i>	P
	<i>Rinorea</i>	-0.66	8.25	<i>R. oblongifolia</i>	SB
	<i>Trichilia</i>	-0.36	11.04	<i>T. monadelpha</i>	NPLD
				<i>T. prieuriana</i>	NPLD
				<i>T. rubescens</i>	SB
				<i>T. spp.</i>	.
	<i>Manilkara</i>	-0.34	5.11	<i>M. maboceansis</i>	SB
				<i>M. obovata</i>	SB
				<i>M. pellegriniana</i>	SB
	<i>Diospyros</i>	-0.28	5.93	<i>D. canalicuta</i>	SB
				<i>D. crassiflora</i>	SB
				<i>D. iturensis</i>	SB
				<i>D. mannii</i>	SB
	<i>Coelocaryon</i>	-0.16	2.91	<i>C. preussii</i>	NPLD
	<i>Celtis</i>	0.15	5.99	<i>C. adolfi friderici</i>	P
				<i>C. mildbraedii</i>	SB
				<i>C. philippensis</i>	P
				<i>C. zenkeri</i>	NPLD
	<i>Pausinystalia</i>	0.44	3.93	<i>P. macroceras</i>	SB

## Changes in floristic composition over time

The subplots projection on the compromise table did not show any major changes between 1992 and 2008. Subplot ordination along the disturbance gradient (axis 1) was conserved, with unlogged subplots

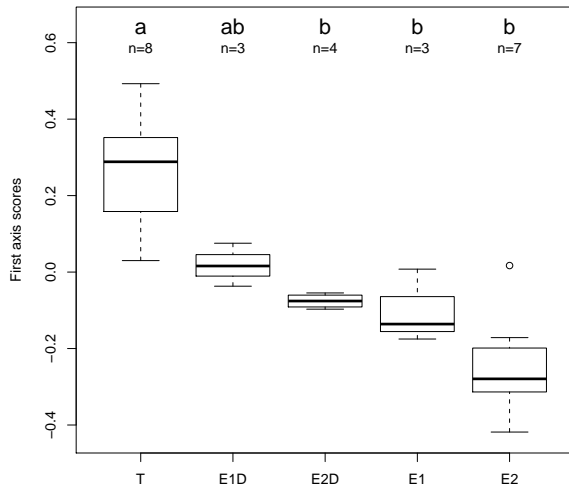


(a)

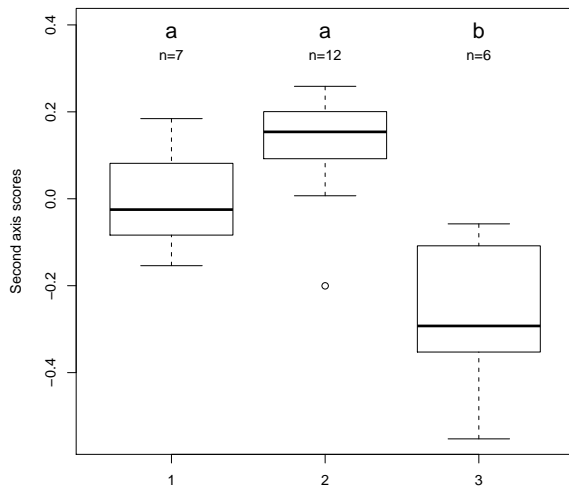


(b)

Figure A.3: Projections of subplots (a) and genera (b) on the first factorial map of the CA of the compromise table. The first and second axes explained 14.2% and 11.9% of the total variance, respectively. In (a), trajectories are from 1992 (point) to 2008 (end of the arrow), *i.e.* from 7 to 23 years after logging. In (b), the size of the points indicates the average abundance of the genus in all subplots throughout the period. The genera labeled in bold contributed most to the decomposition of inertia.



(a) Treatments



(b) Blocks

Figure A.4: (a) Subplot scores on the first axis by management option; (b) subplot scores on the second axis by block. The letters indicate significant differences between mean first axis scores by treatment (Welch's ANOVA,  $F_{4,6.636} = 11.51$ ,  $p\text{-value} < 0.01$ ) and significant differences between mean second axis scores by block (Welch's ANOVA,  $F_{2,10.865} = 11.57$ ,  $p\text{-value} < 0.01$ ).



showing the most positive scores, and heavily logged subplots the most negative scores. The scores for logged and logged + thinned subplots increased along the disturbance gradient between 1992 and 2008 (scores approached those of unlogged subplots), and the scores for heavily logged subplots (E2) showed the greatest increase (Fig. A.3(a)). Unlogged subplots showed contrasted patterns of floristic composition changes: two subplots showed little change in floristic composition; two subplots had scores that approached those of disturbed subplots; and four subplots had scores that increased.

Floristic differences between the two forests were maintained over time. Floristic composition showed little change along the second axis, except for three subplots in the Boukoko forest where floristic composition approached that of the La Lolé forest (Fig. A.3(a)).

### **A.3.2 Thinning effect on floristic composition recovery**

#### **Thinning effect on floristic similarity with unlogged subplots**

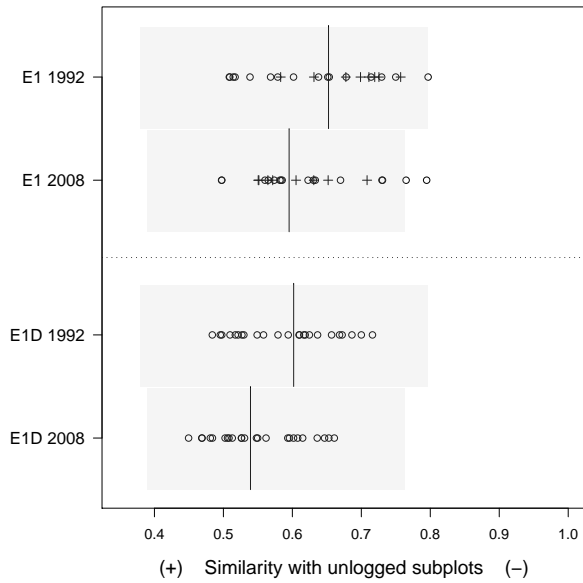
As expected, the floristic composition of the E1 subplots was significantly more similar to that of unlogged subplots than were the E2 subplots, both in 1992 and 2008 (Wilcoxon rank sum test,  $p\text{-value} < 0.01$ ). Surprisingly, the floristic composition of the E1D subplots was significantly more similar to that of unlogged subplots than were the E1 subplots, both in 1992 and 2008 (Fig. A.5(a), Wilcoxon rank sum test,  $p\text{-value} < 0.05$ ). The floristic similarity of the E1D subplots to that of unlogged subplots significantly increased between 1992 and 2008 (Wilcoxon signed rank test,  $p\text{-value} < 0.01$ ), whereas the E1 subplots showed no significant increase in similarity.

By contrast, the E2 and E2D subplots showed equivalent floristic similarity to that of unlogged subplots in both 1992 and 2008 (Fig. A.5(b)). The similarity with unlogged subplots for both these treatments significantly increased between 1992 and 2008 (Wilcoxon signed rank test,  $p\text{-value} < 0.001$ ).

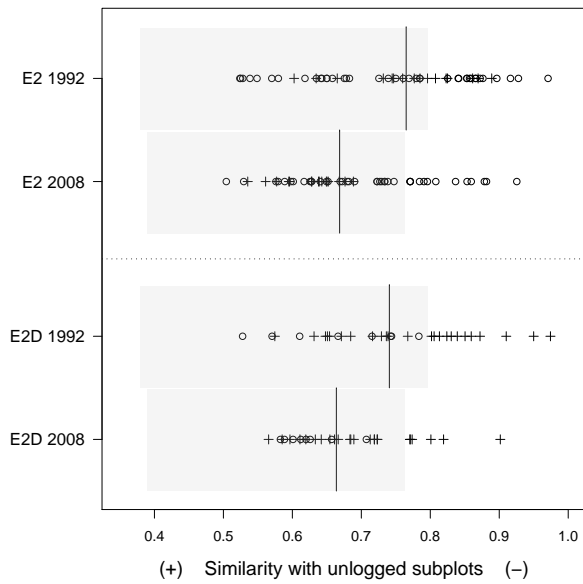
All E1D subplots showed floristic similarity with the unlogged subplots that was of the same order as the floristic variation noted in unlogged subplots (=natural floristic variability), both in 1992 and 2008 (Fig. A.5, where natural variability is the gray area). Considering the E2D subplots, only the subplot in the Boukoko forest was in the same range of floristic variation as that seen in unlogged subplots.

#### **Thinning effect on the proportion of pioneer, non pioneer light demander and shade bearer trees**

Logging altered the floristic composition of the different subplots, increasing the proportion of pioneer trees, and reducing the proportion of shade bearer trees (Fig. A.6). Thinning tended to reduce the proportion of P trees at both logging intensities. It also tended to increase the proportion of non pioneer light demander trees in lightly logged subplots, and to increase the proportion of shade bearer trees in heavily logged subplots.



(a) E1 versus E1D



(b) E2 versus E2D

Figure A.5: Floristic similarities with unlogged subplots ( $\chi^2$  distance) for (a) E1 and E1D subplots, and (b) E2 and E2D subplots, in 1992 and 2008. Points corresponds to subplots in the Boukoko forest, cross to subplots in the La Lolé forest, and vertical lines correspond to median similarities for all subplots. The gray area is the range of similarities within the 8 unlogged subplots (=natural floristic variability).

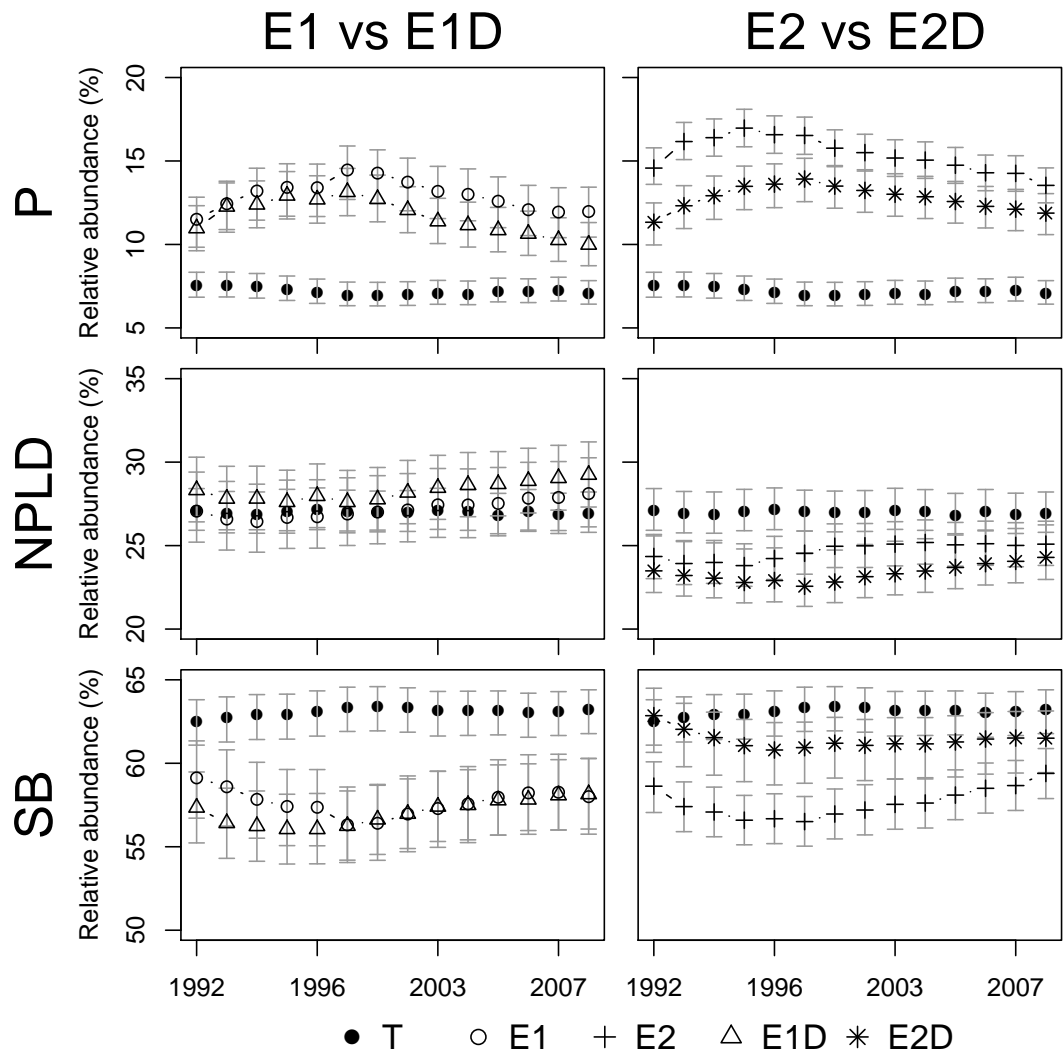


Figure A.6: Changes in the proportion of pioneer stems (P), non pioneer light demander stems (NPLD), and shade bearer stems (SB) for each treatments from 1992 to 2008, with 95% confidence intervals (whiskers). Treatments are those detailed in table A.1. Lightly logged subplots (E1, E1D) are compared with unlogged subplots (T) on the left, and heavily logged subplots (E2, E2D) are compared with unlogged subplots on the right.

### **A.3.3 Modelling genus abundance**

#### **Effect of treatments on genus abundance**

We found that the treatments had a significant effect on the abundance of 53 genera, and this irrespective of their abundance in the stand and their light requirement. These 53 genera were either common or rare in the stand, and were either pioneers (13 genera), non pioneer light demanders (14 genera), or shade bearers (20 genera) (Fig. A.7).

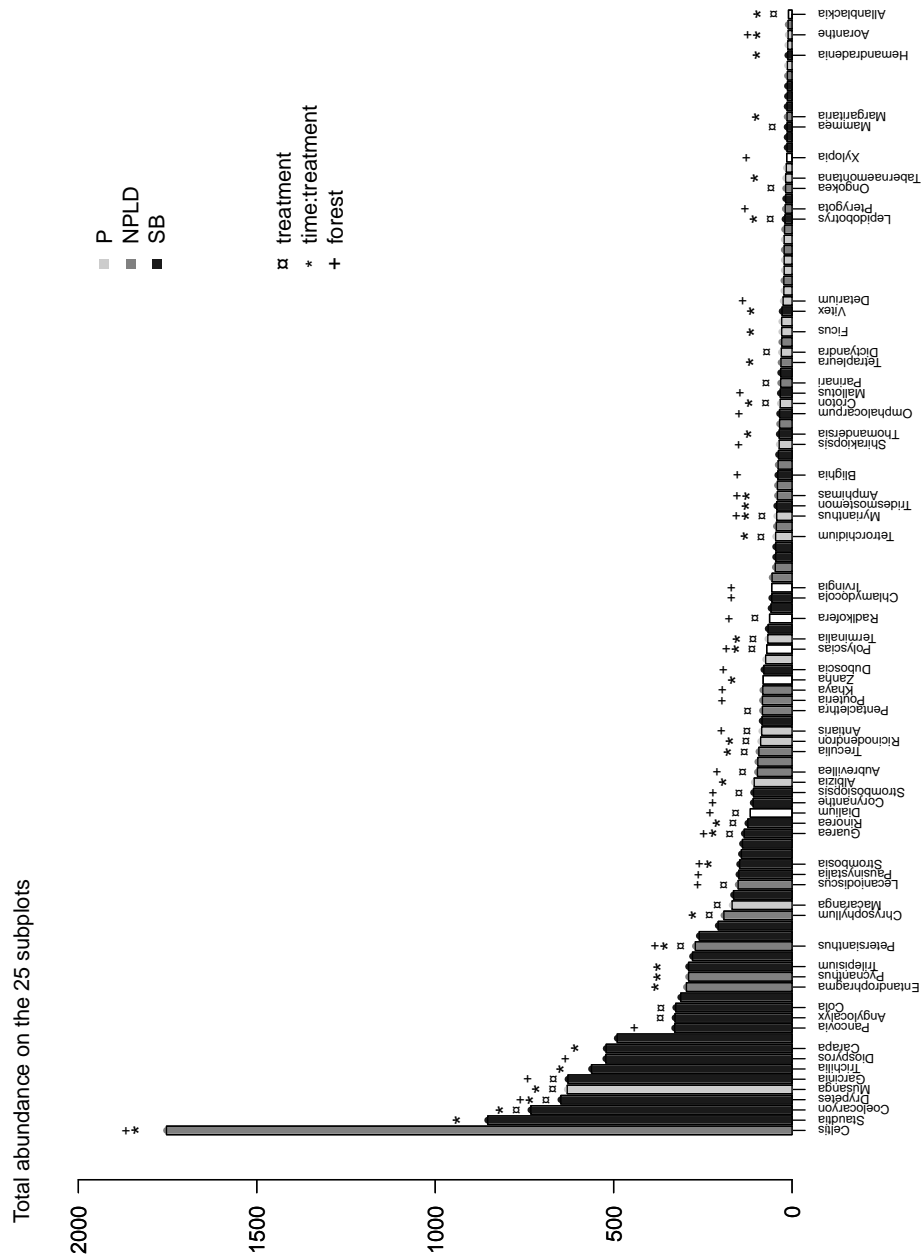


Figure A.7: Abundance distribution of the 110 genera recorded in the 25 subplots in 1992. Symbols above bars represent the significant effects ( $p < 0.05$ ) of treatment, time within a treatment, and forest ( $\alpha_j$ ,  $\beta_j$  and  $\theta_f$  in eq. 1 respectively). Genus light requirements (pioneer (P), non pioneer light demander (NPLD) or shade-bearer (SB)) are represented by gray levels. Bars that stay white indicate an unknown light requirement.

The pioneers *Musanga cecropioides*, *Tetrorchidium didymostemon*, and *Macaranga spp.* were more abundant in logged and logged + thinned subplots (E1, E2, E1D, E2D) than in unlogged subplots (T) (Fig. A.8(a)). The abundance of *M. cecropioides* decreased from 1992 to 2008 in all disturbed subplots whereas that of the pioneers *Aorantho cladantha* and *Terminalia superba* (except for E1) increased. The abundance of *Ficus spp.* also increased in heavily logged subplots. Logging only (E1, E2) increased the abundance of the pioneer *Ricinodendron heudelotii*. Thinning only (E1D, E2D) increased the abundance of the non pioneer light demander *Aubrevillea kerstingii*.

The shade bearers *Staudtia kamerunensis* and *Thomandersia laurifolia* increased in abundance between 1992 and 2008 in heavily logged subplots, and the shade bearers *Hemandradenia spp.*, *Strombosia grandifolia* and *Trichilia spp.* increased in abundance in heavily logged and thinned subplots. The shade bearer *Carapa procera* decreased in abundance over the period in logged subplots (E1, E2) and the shade bearer *Tridesmostemon omphalocarpoides* decreased in abundance in thinned subplots (E1D, E2D). In unlogged subplots (T), the abundance of non pioneer light demanders *Pycnanthus spp.*, and *Chrysophyllum spp.* and shade bearers *Drypetes spp.*, and *Rinorea oblongifolia* increased over the period.

### Floristic differences between forests

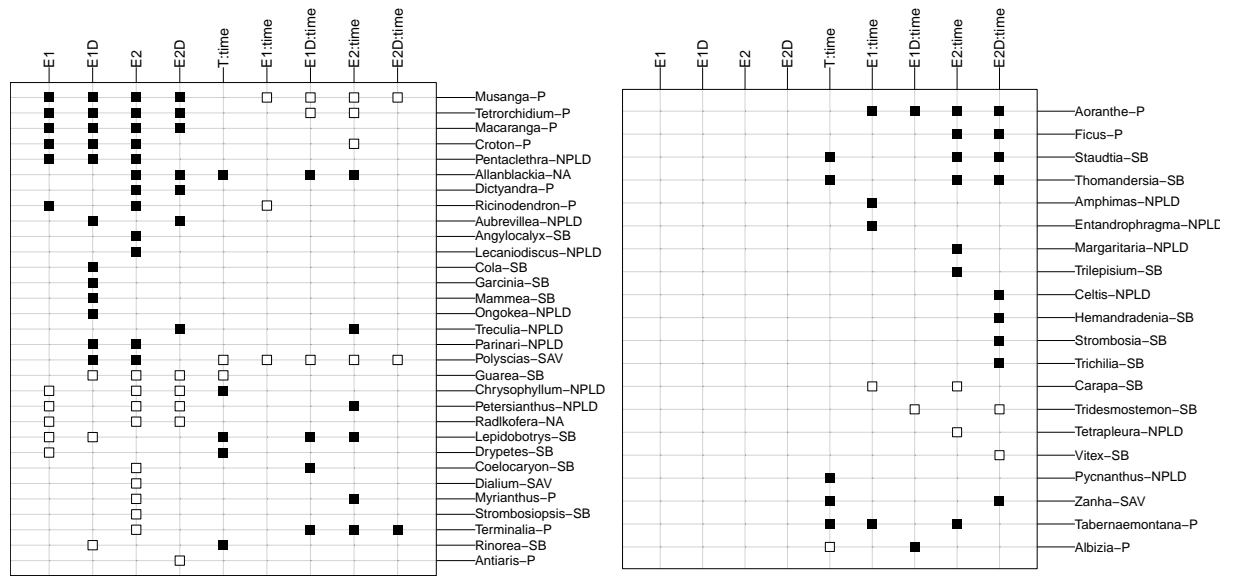
Twelve genera were more abundant in the La Lolé forest than in the Boukoko forest (Fig. A.8(b), full squares) including *Diospyros spp.*, and *Drypetes spp.*. Twenty genera were more abundant in the Boukoko forest (Fig. A.8(b), empty squares) including *Celtis spp.*, *Dialium guineense*, *Garcinia spp.*, *Pausinystalia macroceras*. Thus, the two forests in the study differed significantly in terms of floristic composition, with 28% of the genera showing significantly different abundances in the two forests. Moreover, three genera were present only in Boukoko (*Mammea africana*, *Dracaena arborea* and *Aphania senegalensis*). These results are consistent with those obtained by the multivariate analysis.

## A.4 Discussion

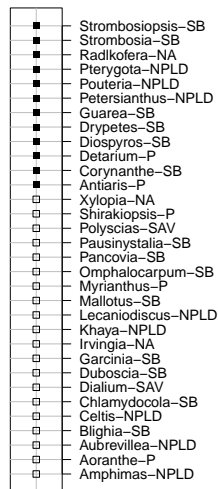
### A.4.1 Forest response to disturbance

The first factor explaining the variability seen in floristic composition at M'Baïki is disturbance (Fig. A.3(a) and A.4(a)). The treatments affected a broad range of genera located at various positions in the abundance distribution and having different light requirements (Fig. A.7).

Logged and logged + thinned subplots (E1, E1D, E2, E2D) contained a higher proportion of pioneer trees (Fig. A.6); pioneer species *M. cecropioides*, and to a lesser extent *R. heudelotii*, *T. superba* and *Macaranga spp.*, may be considered as characterizing disturbance (Fig. A.3(b)). *M. cecropioides* is a well-known short-lived gap colonizer, and all the above pioneer species are characteristics of young secondary forests (Aubréville, 1947; Catinot et al., 1983; Dupuy, 1998). Regarding the specific effect of the different treatments on the abundance of each genus, logging, regardless of intensity, stimulated the recruitment of a set of pioneers. First, *M. cecropioides*, *Tetrorchidium didymostemon*, and *Macaranga spp.*



(a) Treatment effect



(b) Forest effect

Figure A.8: Plot of the significant effects ( $p < 0.05$ ) of treatment, time within a treatment (a) and forest (b) ( $\alpha_j$ ,  $\beta_j$  and  $\theta_f$  in eq. A.1 respectively). Only genera that showed significant effect(s) are shown. Full squares indicate a positive effect, empty squares indicate a negative effect, whereas no squares indicates a non significant effect. Genera light requirements follow genera names (P for pioneer, NPLD for non pioneer light demander, SB for shade-bearer, and NA for undefined behavior). SAV indicates savanna genus. (a) Squares in columns E1 to E2D indicate that genus abundance was significantly different with respect to unlogged subplots (T), throughout the period. Squares in columns T:time to E2D:time indicate a significant increase/decrease in abundance between 1992 and 2008. (b) Full squares indicate that the genus was more abundant in the La Lolé forest, and empty squares indicate that the genus was more abundant in the Boukoko forest.

were recruited, as indicated by their higher abundance in disturbed subplots than in unlogged subplots (Fig. A.8(a)). *M. cecropioides* then decreased in abundance from 7 to 23 years after logging, and the pioneer *Aorantho cladantha* was recruited. Also, different pioneers were recruited depending on the type of treatment applied (logging associated or not with thinning, intensity of logging). For instance, *R. heudelotii* was more abundant in subplots only logged. These results therefore highlighted a gradient in successional position within the group of pioneers that may be due to a light requirement gradient for seedling survival and/or growth.

Shade bearer species were also associated with the disturbance gradient (Fig. A.3(b)). Shade bearer *A. pyraetii* was more abundant in heavily logged subplots, while shade bearer *R. oblongifolia* and *D. glaucescens* were more abundant in unlogged subplots. However, these species may reflect a difference in initial floristic composition between the subplots rather than a difference in response to disturbance. In support of this, *R. oblongifolia* was mainly located in one unlogged subplot, and also characterized the La Lolé forest (Table A.2). *Rinorea* species are characterized by their low seed dispersal ability (Tchouto et al., 2009), which results in a patchy distribution.

It may nevertheless be stated - regarding the specific effects of the treatments on the abundance of each genus - that logging stimulated the recruitment of shade bearer species over the study period. The shade bearers *S. kamerunensis* and *T. laurifolia* increased in abundance in heavily logged subplots, and the shade bearers *Hemandradenia* spp., *S. grandifolia* and *Trichilia* spp. increased in abundance in heavily logged and thinned subplots (Fig. A.8(a)). Dickinson et al. (2000) working in a semi-deciduous tropical forest also observed a high proportion of shade bearer stems in logging gaps undisturbed by the skidding process. However, the classification we used may be too coarse to describe the species full range of behaviors at all stages of their life, and these shade-bearers might be more light-demanding than imagined. As a matter of fact, the line between non pioneer light demanders and obvious shade bearers is fuzzy (Hawthorne, 1995); some species may thus be misclassified.

#### **A.4.2 Low impact of treatments on floristic composition**

The treatments implemented had little impact on the floristic composition of the subplots as quantified 7 to 23 years after logging. Disturbance explained 14.2% of the variability in floristic composition between the subplots, almost as much as forest type (initial floristic variability) which explained 11.9% of the variability. The gaps generated by logging may mainly be filled through seeds from species of the neighboring forest pool (Dalling and Hubbell, 2002) and by advance regeneration (seedlings and saplings present when the gap was formed and that survived tree fall) (Whitmore et al., 1991). Also, resprouting from damaged trees may greatly contribute to forest recovery after logging (Basnet, 1993; Dietze and Clark, 2008; Paciorek et al., 2000). Therefore there is little probability that “new” species, not already present in the local forest pool, will regenerate after these levels of logging.



### **A.4.3 Effect of thinning on forest response to disturbance**

Prior to the study, we put forward the hypothesis that floristic differences with respect to unlogged subplots would increase with disturbance intensity. As expected, a higher logging intensity resulted in the floristic composition furthest from that of the unlogged subplots. Surprisingly we noted, at both logging intensities, that although thinning did indeed increase disturbance intensity (Fig. A.2), it did not result in the floristic composition furthest from that of the unlogged subplots (Fig. A.5). Furthermore, in lightly logged subplots, thinning facilitated floristic composition recovery as thinned subplots 7 and 23 years after logging were significantly more similar to unlogged subplots than were unthinned subplots. This thinning effect on floristic composition recovery was not observed in heavily logged subplots.

We measured recovery by assessing floristic similarity with unlogged subplots, assuming that unlogged subplots were similar to logged and logged + thinned subplots before treatments. Unlogged subplots were located only in the Boukoko forest (Fig. A.1). Thus, the logged and logged + thinned subplots located in the La Lolé forest might be less similar to unlogged subplots because of the floristic differences between the two forests. Because the treatments were not equally distributed between the forests, recovery process measurements were biased. This bias was strongest for E2D treatment, that had only one repetition in the Boukoko forest.

Thinning tended to reduce the proportion of pioneer trees in favor of non pioneer trees (Fig. A.6). Thinning by tree-poison girdling did not cause major damage to the forest. It increased light availability for seedlings and saplings already present, and thus increased the growth and survival of advance regeneration, especially species that can survive at low light levels at least in their early stage of development (Dupuy, 1998). The greater competition that results from this may reduce the survival of pioneer seedlings and saplings. Thinning tended to favor non pioneer light demander trees in E1D subplots, and shade bearer trees in E2D subplots. This difference between E1D and E2D might be due to floristic differences between the two forests as all E1D subplots were located in the Boukoko forest while 3 of the 4 E2D subplots were located in the La Lolé forest (Fig. A.1). Also, the floristic composition of the E2D subplot located in the Boukoko forest was more similar to that of the E1D subplots (Fig. A.3(a)). This suggests that thinning has a positive effect on the recruitment of non pioneer (light demander or shade bearer) trees, depending on the composition of the advance growth, and thus on initial forest composition.

## **A.5 Conclusions**

Although the treatments applied in the forests affected a broad range of genera, they had little lasting impact (as quantified 7 to 23 years later), when compared to the natural variability between the subplots. Although differences in initial floristic composition may confuse any analysis of the effect of thinning on floristic composition recovery, this recovery appeared to be facilitated when thinning was associated with logging. Thinning seemed to favor the growth and survival of non pioneer stems, to the detriment of pioneer stems. These non pioneer stems might be either light demanders or shade bearers, depending on the initial floristic composition. From a commercial point of view, Bedel et al. (1998) showed at the same study

site that thinning significantly increased tree diameter increment and the recruitment and regeneration of high commercial value species, compared with simple logging. This effect of thinning was visible until 2008, but only for diameter increment, and only in heavily logged subplots (unpublished results). Finally, the best treatment that both facilitates floristic composition recovery after logging and improves the growth of light-demanding timber species is low intensity selective logging (2 trees ha<sup>-1</sup> on average) associated with thinning.

## A.6 Acknowledgements

We wish to thank the ARF Project (*Appui à la Recherche forestière*), its six funding partners (AFD (*Agence Française de Développement*), CIRAD (*Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement*), ICRA (*Institut Centrafricain de Recherche Agronomique*), MEFCPE (*Ministère centrafricain des Eaux et Forêts, Chasse, Pêche, chargé de l'Environnement*), SCAC/MAE (*Service de Coopération et d'Actions Culturelles*), and SCAD (*Société Centrafricaine de Déroulage*)), Laurent Cerbonney, Emilien Dubiez, and the field workers at the M'Baïki station who participated in data collection and data capture. We thank Jean-Dominique Lebreton for helpful comments on the manuscript.

## References

- Aubréville, A. (1947). Les brousses secondaires en Afrique Équatoriale. *Bois et Forêts des Tropiques*, 2:24–35.
- Basnet, K. (1993). Recovery of a tropical rain forest after hurricane damage. *Plant Ecology*, 109(1):1–4.
- Bawa, K. and Seidler, R. (1998). Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. *Conservation Biology*, 12(1):46–55.
- Baxter, W. and Norton, D. (1989). Forest recovery after logging in lowland dense rimu forest, Westland, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 27(3):391–399.
- Bedel, F., Durrieu de Madron, L., Dupuy, B., Favrichon, V., Maître, H., Bar-Hen, A., and Narboni, P. (1998). Dynamique de croissance dans des peuplements exploités et éclaircis de forêt dense africaine. le dispositif de M'Baïki en république centrafricaine (1982-1995). *CIRAD Forêt, Montpellier. Série FORAFRI, document*, 1:71.
- Blanc, L., Chessel, D., and Doledec, S. (1998). Etude de la stabilité temporelle des structures spatiales par analyses d'une série de tableaux de relevés faunistiques totalement appariés. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, 71(348):1–21.
- Bolker, B., Brooks, M., Clark, C., Geange, S., Poulsen, J., Stevens, M., and White, J. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3):127–135.
- Catinot, R., Fontaine, R., and Guillaumet, J.-L. (1983). *Ecosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique*, chapter Successions secondaires, pages 198–215. ORSTOM, UNESCO.

- Ceccato, P., Bango, E., Ngouanze, F., and Damio, T. (1992). Annexe 1: Etude pédologique des parcelles d'expérimentation des forêts de Boukoko et La Lolé (m'baïki) (république centrafricaine). Technical report, Projet de recherche forestière FAC / ARRF.
- Dalling, J. and Hubbell, S. (2002). Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology*, 90(3):557–568.
- De Graaf, N., Poels, R., and Van Rompaey, R. (1999). Effect of silvicultural treatment on growth and mortality of rainforest in Surinam over long periods. *Forest ecology and management*, 124(2-3):123–135.
- Dickinson, M., Whigham, D., and Hermann, S. (2000). Tree regeneration in felling and natural treefall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management*, 134(1-3):137–151.
- Dietze, M. and Clark, J. (2008). Changing the gap dynamics paradigm: vegetative regeneration control on forest response to disturbance. *Ecological Monographs*, 78(3):331–347.
- Doucet, J. (2003). *L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon*. PhD thesis, Faculté Universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux.
- Dupuy, B. (1998). Bases pour une sylviculture en forêt dense tropicale humide africaine. *CIRAD Forêt, Montpellier. Série FORAFRI, document, 4*.
- Finegan, B. and Camacho, M. (1999). Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988-1996. *Forest ecology and management*, 121(3):177–189.
- Finegan, B., Camacho, M., and Zamora, N. (1999). Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management*, 121(3):159–176.
- Forget, P., Rankin-de Merona, J., and JUILLLOT, C. (2001). The effects of forest type, harvesting and stand refinement on early seedling recruitment in a tropical rain forest. *Journal of tropical ecology*, 17(04):593–609.
- Foucart, T. (1984). *Analyse factorielle de tableaux multiples*. Paris.
- Foury, P. (1956). Comparaison des méthodes d'enrichissement utilisées en forêt dense équatoriale. *Bois et Forêts des Tropiques*, 47:15–25.
- Gourlet-Fleury, S., Favrichon, V., Schmitt, L., and Petronelli, P. (2004). *Ecology and management of a neotropical rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*, chapter 5: Consequences of silvicultural treatments on stand dynamics at Paracou, pages 254–280. ECOFOR and Elsevier, Paris, France.
- Guariguata, M. (1999). Early response of selected tree species to liberation thinning in a young secondary forest in Northeastern Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 124(2-3):255–261.
- Hall, J., Harris, D., Medjibe, V., and Ashton, P. (2003). The effects of selective logging on forest structure and tree species composition in a Central African forest: implications for management of conservation areas. *Forest Ecology and Management*, 183(1-3):249–264.
- Hawthorne, W. (1995). *Ecological profiles of Ghanaian forest trees*. Oxford Forestry Institute, Department of Plant Sciences, University of Oxford.

- Karsenty, A. and Gourlet-Fleury, S. (2006). Assessing sustainability of logging practices in the Congo Basin's managed forests: the issue of commercial species recovery. *Ecology and Society*, 11(1):26.
- Makana, J. and Thomas, S. (2005). Effects of Light Gaps and Litter Removal on the Seedling Performance of Six African Timber Species. *Biotropica*, 37(2):227–237.
- Makana, J. and Thomas, S. (2006). Impacts of selective logging and agricultural clearing on forest structure, floristic composition and diversity, and timber tree regeneration in the Ituri Forest, Democratic Republic of Congo. *Biodiversity and Conservation*, 15(4):1375–1397.
- Paciorek, C., Condit, R., Hubbell, S., and Foster, R. (2000). The demographics of resprouting in tree and shrub species of a moist tropical forest. *Journal of Ecology*, 88(5):765–777.
- Pearce, D., Putz, F., and Vanclay, J. (2003). Sustainable forestry in the tropics: panacea or folly? *Forest Ecology and Management*, 172(2-3):229–247.
- Peña-Claros, M., Fredericksen, T., Alarcón, A., Blate, G., Choque, U., Leaño, C., Licona, J., Mostacedo, B., Pariona, W., Villegas, Z., et al. (2008a). Beyond reduced-impact logging: silvicultural treatments to increase growth rates of tropical trees. *Forest Ecology and Management*, 256(7):1458–1467.
- Peña-Claros, M., Peters, E., Justiniano, M., Bongers, F., Blate, G., Fredericksen, T., and Putz, F. (2008b). Regeneration of commercial tree species following silvicultural treatments in a moist tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 255(3-4):1283–1293.
- Primack, R. and Lee, H. (1991). Population dynamics of pioneer (Macaranga) trees and understorey (Mallotus) trees (Euphorbiaceae) in primary and selectively logged Bornean rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 7(04):439–457.
- R Development Core Team (2009). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ruiz Pérez, M., Ezzine de Blas, D., Nasi, R., Sayer, J. A., Sassen, M., Angoué, C., Gami, N., Ndoeye, O., Ngono, G., Nguinguiri, J.-C., Nzala, D., Toirambe, B., and Yalibanda, Y. (2005). Logging in the congo basin: A multi-country characterization of timber companies. *Forest Ecology and Management*, 214:221–236.
- Tchouto, M., de Wilde, J., de Boer, W., van der Maesen, L., and Cleef, A. (2009). Bio-indicator species and Central African rain forest refuges in the Campo-Ma'an area, Cameroon. *Systematics and Biodiversity*, 7(01):21–31.
- Ter Steege, H., Welch, I., and Zagt, R. (2002). Long-term effect of timber harvesting in the Bartica Triangle, Central Guyana. *Forest ecology and management*, 170(1-3):127–144.
- Tran-Hoang, A., Valiègue, L., and Claude, S. (1987). Résultat des techniques de dévitalisation d'arbres au sein du dispositif de recherche en forêt naturelle (boukoko et la lolé). Technical report, CTFT.
- Van Gernerden, B., Shu, G., and Olf, H. (2003). Recovery of conservation values in Central African rain forest after logging and shifting cultivation. *Biodiversity and conservation*, 12(8):1553–1570.
- Verbeke, G. and Molenberghs, G. (2009). *Linear mixed models for longitudinal data*. Springer Verlag.
- Verwer, C., Peña-Claros, M., Van Der Staak, D., Ohlson-Kiehn, K., and Sterck, F. (2008). Silviculture enhances the recovery of overexploited mahogany *Swietenia macrophylla*. *Journal of Applied Ecology*, 45(6):1770–1779.

- Villegas, Z., Peña-Claros, M., Mostacedo, B., Alarcón, A., JC, L., Leño, C., Pariona, W., and Choque, U. (2009). Silvicultural treatments enhance growth rates of future crop trees in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 258(6):971–977.
- Whitmore, T., Whitmore, T., Hadley, M., UNESCO, P. F. M., and the Biosphere Programme (1991). Tropical rain forest dynamics and its implications for management. Rain forest regeneration and management. *Man and the Biosphere Series (Francia)*, 6.
- Wolda, H. (1981). Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia*, 50(3):296–302.

## **Annexe B**

# **Tree growth response to drought partly depends on light requirement in a tropical forest of Central Africa**

Dakis-Yaoba Ouédraogo, Frédéric Mortier, Sylvie Gourlet-Fleury, Vincent Freycon, and Nicolas Picard.  
En préparation pour *Journal of Ecology*.

## **Tree growth response to drought partly depends on light requirement in a tropical forest of Central Africa**

Dakis-Yaoba Ouédraogo<sup>1</sup>, Frédéric Mortier<sup>1</sup>, Sylvie Gourlet-Fleury<sup>1</sup>, Vincent Freycon<sup>1</sup>, and Nicolas Picard<sup>2</sup>

1. CIRAD, TA C-105/D Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier, France

2. CIRAD, BP 4035, Libreville, Gabon

Address for editorial correspondence: Dakis-Yaoba Ouédraogo, CIRAD, TA C-105/D Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier, France.

Email: dakis-yaoba.ouedraogo@cirad.fr

Running head: Tree growth response to drought

**Abstract** Tree growth varies with light and water availability, and the growth response varies with tree size and species functional characteristics. In the Neotropics or in South-East Asia, previous studies on the annual species growth response to drought had led to contradictory results. In Central African forests, little is known about the drought effect on annual growth. Because these forests have high species richness and many rare species, drought effect cannot be tested at the species level for all species. Thus, species with the same behavior are grouped into plant functional type (PFT). This study aims at simultaneously (i) modeling the growth response to drought variability, (ii) defining PFTs according to the species growth response to light and water, and (iii) selecting for each PFT, the environmental predictors affecting tree growth. A finite mixture of linear model was used to classify species and predict tree growth, and a lasso penalization was used to select the growth predictors for each group. Drought effect was assessed through three indices: the length of the dry season, the average rainfall during the dry season and the annual average soil water content. The species classification led to nine PFTs, ordered along a continuum of species light requirements. PFTs with high light requirements tended to be deciduous whereas shade-tolerant PFT tended to be evergreen. The growth response of the nine PFT to average rainfall during dry season was proportional to their light requirement for growth. Globally, the growth response of all PFT was negatively correlated to drought. However, the sensitivity to drought according to the length of the dry season or the annual average soil water content varied with the PFT, and was not explained by the PFT functional characteristics tested here.

**Key words** tree diameter increment; species classification; rainfall variability; tropical forest; species groups; finite mixture of linear models; lasso penalization; algorithm EM; M'Baïki, Central African Republic; Congo Basin.



## B.1 Introduction

Tropical forest productivity is likely to change in response to climate change (Schuur, 2003). Predicting this change requires improving our understanding of the functioning of this ecosystem, especially of its relation to climate (Delire et al., 2008; Scheiter and Higgins, 2009). Forest productivity partially depends on tree growth that varies with water, light and nutrients availability. The major factors that limit growth are light and water (Baker et al., 2003). Tree growth also varies according to tree size and species functional characteristics such as species light requirement and leaf phenology. For instance, Condit et al. (1996) have shown that species light requirement, approximated by a colonizing index (proportion of recruits found in light gaps), was positively correlated with species growth rates in the 10-20 cm diameter class. The impact of drought on annual growth should also be stronger on deciduous than evergreen species. Because deciduous species stop growing during the dry season, a drought year by reducing the annual growth period may strongly reduced the annual growth. However, it has been shown that evergreen species also show a pause in their growth during the dry season (Couralet et al., 2010; Péliissier and Pascal, 2000; Worbes, 1999).

Studies on the temporal variation of growth on a monthly time step have shown that growth was periodic when rainfall patterns had a distinct dry season, for both evergreen and deciduous species (Péliissier and Pascal, 2000; Fichtler et al., 2003). Tree growth slowed down or completely stopped at the beginning of the dry season (Prévost and Puig, 1981; Worbes, 1999). On an annual time step, studies on the relationship between annual growth and rainfall patterns led to contradictory results. Clark et al. (2003) have shown in a tropical wet forest that dry years associated with high temperatures led to a decrease in growth, and Nath et al. (2006) have found in a dry deciduous forest a lower growth during the driest period studied. Nakagawa et al. (2000) have not found any significant effect of dry years on annual growth, whereas Clark and Clark (1994) and Condit et al. (2004) have found a positive effect of dry years on growth. All these studies were conducted in the Neotropics or in South-East Asia, and there is a lack of knowledge on how drought affects tree growth in the Congo Basin area.

Predicting growth response to climate change requires climate sensitive growth models. As growth response to environment is species specific, growth model have mostly been fitted at the species level, on species with enough data for parameter estimation. To model growth response at the forest stand level, one model per species is needed. However, tropical rain forests are characterized by a high tree specific richness, with few abundant species and many rare species, hindering good parameter estimation. To address this issue, one way is to build groups of species similar in their response to environment or their dynamics behavior, that is to define plant functional types (PFT, Gitay and Noble, 1997).

In tropical rain forest, species are classified into functional groups following three classification strategies reviewed in Gourlet-Fleury et al. (2005): subjective groups, data-driven groups, or dynamic process group. Classifications that led to subjective or data-driven groups always discriminated at least two groups of species, with on one hand fast-growing pioneer species needing gaps to germinate, establish and grow, and on the other hand slow-growing shade-tolerant species, spending all their life in the low light conditions of the understory (Swaine and Whitmore, 1988). Between these two extremes, species form a continuum

of shade-tolerance, subdivided in a variable number of groups depending on the set of variables used and the classification method (field observations, multivariate and cluster analysis). Classification variables may include species functional traits (wood density, adult stature, light requirement), species dynamic parameters (growth, mortality, regeneration), species diameter distribution, and/or species response to disturbance. With these two classification strategies, functional groups are first defined, then the growth response to environment is modeled based on these groups (e.g., Favrichon, 1998). The third classification strategy consists in partitioning species according to their pattern for one dynamic process (growth, mortality or recruitment). Species are clustered from their estimated parameters for a model predicting the dynamic process, thus differentiating species dynamic process' response (e.g., Gourlet-Fleury and Houllier, 2000). However, the resulting species groups may lack ecological meaning. For instance, when classifying species in Queensland, Australia, using a growth model, some groups contained both light demanding and shade-tolerant species (Vanclay, 1991). To be able to identify contrasted species behaviors with this type of classification method, data should come from forest stand with enough environmental variability, especially the degree of forest disturbance (Picard et al., 2010).

This study aimed at simultaneously (i) modeling the growth response to environmental variability, especially drought variability, (ii) defining plant functional types according to the species growth response to light and water availability, and (iii) selecting for each PFT, the environmental predictors affecting tree growth. We expected to find species groups that are ecologically meaningful, because growth differences between species is known to be a determinant factor to determine ecological group membership (Baker et al., 2003). We also expected that species groups will show contrasted response to drought according to their functional characteristics such as light requirement or leaf phenology.

## B.2 Material and methods

### B.2.1 Study site

The study was conducted in the lowland semi-evergreen rain forest of M'Baïki (3.50°N and 18°E), Central African Republic. The forest is subject to Oubanguien Guinean forest climate (Sillans, 1958) with an average rainfall of 1738 mm and a dry season from December to February (when monthly rainfall is lower than the monthly average evapotranspiration, *i.e.* 100 mm). The M'Baïki experimental site consists in 10 permanent sample plots of 4 ha (200 m × 200 m) surrounded by a buffer zone of 100 m width (Bedel et al., 1998). Three are control plots, and 7 plots were selectively logged in 1984–85. Among the 7 logged plots, 4 plots were thinned two years after logging, increasing light availability.

### B.2.2 Dependent variable and predictors

All living trees above 10 cm dbh were botanically identified (229 tree species or morphospecies included in the study, see Appendix S1), geo-referenced, and their girth was measured annually to the nearest 0.5 cm using a metal band, from 1982 to 2008. Annual tree diameter increment was computed

for living trees without trunk anomalies between two successive years. To eliminate measurement errors, we limited diameter increments between  $-0.4$  cm (corresponding to stem shrinkage during dry season, Baker et al., 2002) and 10 cm (the 95th percentile of observed diameter increments of the fastest growing species *Musanga cecropioides*). Finally, annual tree diameter increment constituted the dependent variable ( $n = 274,026$ ).

Five environmental variables were used to predict diameter increment: stand basal area, stand density, average rainfall of the dry season, length of the dry season, and annual average soil water content. These predictors were used as simple indices of light and water availability.

As silvicultural treatments were not homogeneous across the 4 ha plots defined in Bedel et al. (1998), the spatial unit used to characterize light availability was the square 1 ha subplot ( $100\text{ m} \times 100\text{ m}$ ) obtained as a subdivision of the initial 4 ha plot into four squares. To assess the competition effect on growth, two indices were used: the basal area in  $\text{m}^2\text{ ha}^{-1}$  in the subplot, and the density (number of stems in the subplot). Basal area in the 40 subplots between 1982 and 2008 varied from 17.2 to 41.2  $\text{m}^2\text{ ha}^{-1}$ . Density varied from 381 to 800 individuals per hectare. Although subplot basal areas and densities were positively correlated ( $r = 0.40$ , Pearson's test  $p\text{-value} < 0.05$ ), both indices were kept into the analysis because together they better described stand structure (Biging and Dobbertin, 1995).

To assess drought effect on tree growth, two rainfall indices were built based on monthly rainfall records: the length of the dry season (number of months, lengthDS), and the average rainfall during the dry season (mm, rainfallDS). RainfallDS was used as an index of dry season intensity. Although these indices were positively correlated ( $r = 0.55$ , Pearson's test  $p\text{-value} < 0.05$ ), we kept both indices because they better described the dry season.

Borchert (1994) pointed out the relationship between growth and soil water content (SW). To take into account SW effect on tree growth, a simple water balance model was built (see Appendix S2 for the full description of the soil model). We computed monthly SW for the five soil types defined on the study site (Ceccato et al., 1992). We used the average of soil water content for each year (meanSW) to transform monthly measures into an annual index. Because trees were geo-referenced, meanSW could be computed at each tree location and characterized the drought impact at individual level.

All climate indices were computed on an annual basis from monthly data, the one-year time interval started in May of year  $t$  and ended in May of year  $t + 1$ . May was chosen because forest inventories most often occurred in May.

### B.2.3 Growth model

For one individual, diameter increment is modeled as  $\Delta D = \mathbf{X}\beta + \varepsilon$ , where predictors  $\mathbf{X}$  are the intercept, tree diameter (dbh), and the five environmental predictors (subplot basal area and density, rainfallDS, lengthDS and meanSW).

Growth was modeled as a finite mixture of regression (FMR) (DeSarbo and Cron, 1988; McLachlan and Peel, 2000; Khalili and Chen, 2007) with repeated measurements, using a maximum penalized likelihood estimator of the coefficients, where the penalization was the 'least absolute shrinkage and selection

operator' or lasso (Tibshirani, 1996). The finite mixture of models corresponds to the groups of species: each component of the mixture defines a group of species, and each group of species has a specific model to predict the growth of its trees. Measurements are repeated because there are several trees within a species. Groups are defined at the species level but measurements (here diameter increments) are defined at the tree level, thus defining a two-level data set. The fitting of the finite mixture of models had to be adapted so that when assigning an individual to a species group, all its conspecifics were simultaneously assigned to the same group. The lasso penalization is an alternative to variable selection (Yuan and Lin, 2006; Khalili and Chen, 2007). Instead of fitting  $2^p$  models if there are  $p$  predictors, it selects the most meaningful predictors by shrinking to zero the coefficients of the predictors that are not meaningful. The selection is done separately for each component of the mixture of models, so that each component ends up with its specific set of predictors. The full growth model description, the parameter estimation method, and the selection method of the number of components are described in Appendix S3.

#### B.2.4 Statistical analyses

A set of species traits was used to interpret the species groups produced by the classification. Four species traits were used: maximum growth rate, maximum dbh, leaf phenology and wood density. Maximum growth rate was defined as the 95th percentile of species diameter increment distribution observed in the study site. Maximum growth rates was used as a proxy for species light requirements. Maximum dbh was defined as the 95th percentile of species diameter distribution in forest inventory data in Central African Republic and observed in the study site. Information on leaf phenology was extracted from local floras and complemented by field knowledge (J.-L. Doucet, *personal communication*) and was not available for all species. Mean values of wood density were extracted from the CIRAD database on wood technological properties (<http://tropix.cirad.fr>, Gidoïn, 2010). Only wood densities defined at the species level were used.

Statistical analyses were conducted to test the relationship between the species classification and species traits. To prevent the results from being contaminated by ill-classified species, only species with a probability to belong to the group  $\geq 0.95$  were considered for these analyses. We tested whether the ratio of deciduous and evergreen species was balanced between species groups using Fisher's exact test, and we identified the groups that were significantly related to one leaf phenology using Holm's adjustments. We used Wilcoxon rank sum test to test whether species groups median wood densities and maximum dbh differed significantly from the median of all species.

### B.3 Results

We found an optimal number of nine groups (Appendix S4 Fig. 1, Appendix S3 for the method) with a number of species per group varying from 3 to 40 species (Table B.1). These nine groups could be interpreted as nine plant functional types (PFT). The classification quality was satisfactory: 70% of the species were well classified with a probability to belong to the group greater than or equal to 0.95. Species

Table B.1: Plant functional types (PFT) distribution in the mixture and characteristics. For the number of species, the number in parentheses is the number of well-classified species (with a probability to belong to the group  $\geq 0.95$ ).

PFT	Number of species	Number of growth observations	Prior prob.	Relative abundance (%) in 2007
P1	3 (3)	7640	0.03	4.09
P2	23 (20)	14212	0.05	6.70
H	34 (28)	24454	0.09	8.38
MT1	29 (17)	25899	0.09	9.99
MT2	21 (18)	27666	0.10	9.83
MT3	13 (8)	34069	0.12	11.31
ST1	35 (22)	33750	0.12	11.98
ST2	31 (21)	67025	0.25	23.34
UST	40 (22)	39311	0.14	14.33

became hard to classify and their probability to belong to a group decreased as their number of growth observations decreased.

### B.3.1 Plant functional types

The nine PFT were labeled according to the value of the estimated intercept of the model, representing the potential annual growth of each group (annual growth without diameter and environmental effect) and according to their functional characteristics as described below. The nine groups were ordered along a continuum of potential growth. At one side of the continuum there were two groups of very fast growing pioneer species (labeled P1 and P2) that had the highest potential growth. These two groups included well known pioneer genus such as *Musanga*, *Macaranga* and *Trema* (Turner, 2001). Then, came a group of non pioneer fast growing species (labeled H), that included high-value commercial species, such as sapelli (*Entandrophragma cylindricum*) or iroko (*Milicia excelsa*). At the middle of the continuum, we found three groups of mid-tolerant species (labeled MT1 to MT3) with moderate potential growth. These three groups included the three remaining commercial species of genus *Entandrophragma* present in the study site and species such as *Funtumia elastica* (silkrubber) or *Khaya anthotheca* (mahogany). Mid-tolerant groups were followed by two groups of slow growing shade-tolerant species (labelled ST1 and ST2), that included species such as *Diospyros crassiflora* (ebony) or *Staudtia kamerunensis* (niové). At the end of the continuum, we found a group of understory shade-tolerant species (labeled UST) with the slowest potential growth, that included species such as *Cola nitida* (kola nut) or *Rinorea oblongifolia*.

The community studied in 2007 was composed (relative abundance, trees with dbh  $\geq 10$  cm) of 50% slow growing species (PFT ST1, ST2 and UST), of 31% moderate growing species (PFT MT1 to MT3), and of 19% fast growing species (PFT P1, P2 and H). The high abundance of fast growing species is due to the harvesting that occurred in some subplots 23 years before.

Species were partitioned on the basis of their growth response to the predictors used in the model, but the resulting groups had also distinct functional characteristics for the four functional traits that were investigated. First, species were mainly discriminated according to their maximum growth rates (Fig. B.1),

underlining the different light requirements of the PFT. As for potential growth (estimated intercept of the model), maximum growth rates of PFT varied along a continuum, from  $0.38 \text{ cm}\cdot\text{year}^{-1}$  for understory shade-tolerant species to  $3.12 \text{ cm}\cdot\text{year}^{-1}$  for pioneers. The three mid-tolerant species PFT (MT1 to MT3) presented similar maximum growth rates and thus similar intermediate light requirements. Hence, species in these groups were mainly discriminated according to their differential growth response to diameter, stand density, the length of the dry season and the annual average soil water content (Fig. B.2).

The two functional traits maximum dbh and wood density characterized mainly the two extremes of the continuum of species light requirements. PFT H had a significant higher median maximum dbh, and PFTs ST2 and UST had a significant lower median maximum dbh than the median maximum dbh of all species (Wilcoxon rank sum test,  $p\text{-value} < 0.05$ ; Appendix S4, Fig. 2). As regards wood density, the two fastest growing species groups (PFTs P1 and P2) had significantly lower wood densities (Wilcoxon rank sum test,  $p\text{-value} < 0.05$ ; Appendix S4, Fig. 3). This is consistent with the pioneer character of the species in these two groups. Understory shade tolerant species (UST) did not have significantly higher wood densities.

A significant relationship was found between leaf phenology and PFTs ( $p < 0.001$ , Fisher's exact test). Light-demanding species (P2 and H) were significantly deciduous, whereas shade-tolerant species (ST1, ST2, UST) were significantly evergreen (Fig. B.3). In the mid-tolerant species groups, we found a mix of the two leaf phenologies.

### B.3.2 Growth variation with diameter

Globally, growth increased as diameter increased (Fig. B.2b). PFTs P1, ST1, and UST showed no or slight growth variation with diameter. PFTs MT2 showed the highest growth variation with diameter.

### B.3.3 Growth response to the environment

Tree diameter increment for all PFTs decreased as stand basal area increased (competition increased) (Fig. B.2c). We also observed a gradient in the intensity of the growth response to stand basal area (from  $-0.02$  for UST to  $-0.36$  for P1). This response gradient followed the same gradient of maximum growth rates (that relate to light requirement) or potential growth (intercept of the model): the growth response to canopy opening was correlated to species light requirements. Growth of pioneer species responded the most whereas shade-tolerant species responded the least to basal area.

As basal area and stand density were correlated predictors, the main influence of competition was by stand basal area, whereas density acted as a correction variable. Thus, growth sensitivity to competition depended on stand density. Globally, growth was less sensitive to competition when density was low (Fig. B.2d): trees would experience higher growth in a stand made of few large trees than in a stand with the same basal area made of many small trees. PFTs P1, H and MT2 were insensitive to stand density.

As for stand basal area, growth response to rainfall during dry season was positively correlated with species light requirements (Fig. B.2e). This means that the growth response to an increase in the amount of resources, either light or water, was correlated to species light requirements. For all PFTs, when dry

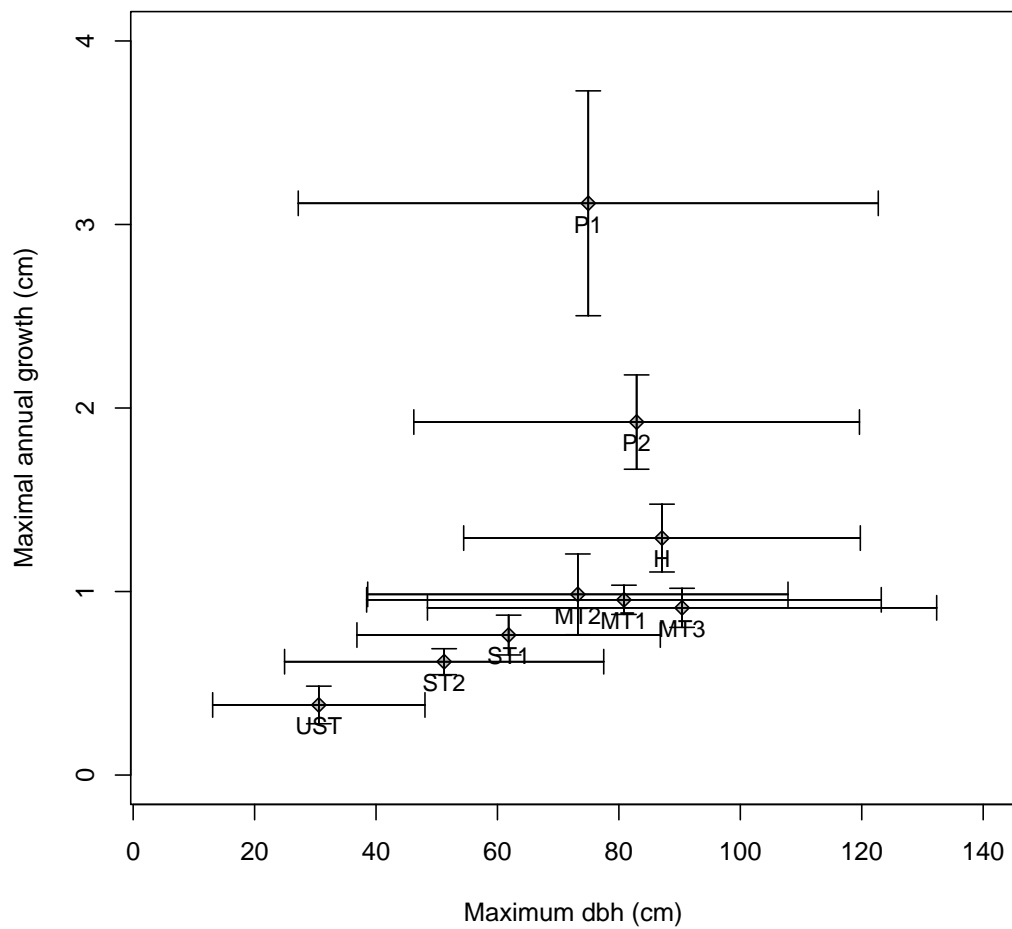


Figure B.1: Two-way distribution of species groups based on size at maturity (maximal diameter, a proxy for the position in the vertical structure of the stand) and maximum growth rate (a proxy for species light requirements). The groups of species are those obtained from their growth response to diameter and environmental predictors. The diamond indicates the mean and the whiskers the standard deviation.

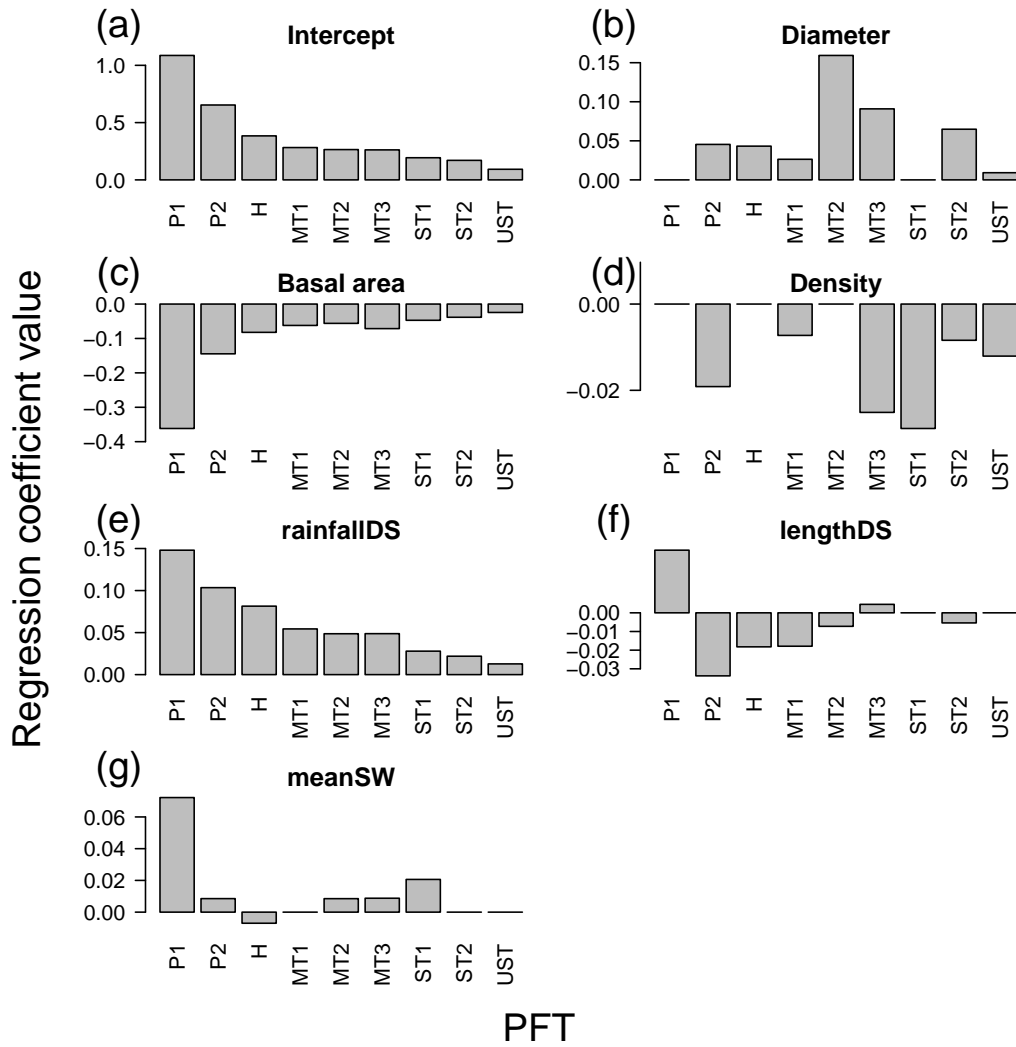


Figure B.2: Model parameters estimates for each plant functional type (PFT): (a) intercept of the model, (b) growth variation with diameter, (c) growth response to stand basal area, (d) growth response to stand density, (e) growth response to the average rainfall during the dry season, (f) growth response to the length of the dry season, and (g) growth response to the average soil water content. A null estimate means that the predictor was not involved in the PFT's growth model. The PFTs are ordered along their estimate of the intercept coefficient (that is average growth). The parameters estimates are in the same order of magnitude and have no unit because all predictors were centered and scaled.



season intensity increased (or average rainfall during dry season decreased), tree diameter increment decreased.

In the same way as basal area and density were correlated, rainfall during dry season and dry season length were correlated predictors. The former captured the main effect of drought, while the latter acted as a correction variable. Thus, growth sensitivity to dry season intensity depended on dry season length. Globally, growth was more negatively impacted by dry season intensity when dry season was long (Fig. B.2f). PFTs with the highest light requirement, that tended to be more deciduous, responded the most. PFTs ST1 and UST were insensitive to dry season length. PFTs P1 and MT3 showed an opposite behavior to the length of the dry season: tree diameter increment increased as dry season was longer.

Six groups had a diameter increment sensitive to the average annual soil water content. Within these six groups, only one had a negative response to average soil water content (when the average annual soil water content decreased, that is annual drought increased, diameter increment increased). This group was a group of non pioneer fast growing deciduous species (PFT H). So we can conclude that tree growth of some deciduous species, only in group H and not in group P2, were positively affected by drought. For the five remaining groups, the growth response to drought was negative, which is more intuitive.

## **B.4 Discussion**

### **B.4.1 Plant functional types**

The first aim of this study was to define plant functional types, that is a classification of species according to their growth response to environment (Gitay and Noble, 1997).

Our species classification, based on tree growth response to the environment (rainfall and disturbance), successfully discriminated nine plant functional types. Especially, the PFTs we obtained can be a posteriori ordered by their maximum growth rates that reflect their light requirements (Fig. B.1). Our study agreed with previous classifications of species in tropical forest based on more species characteristics, such as species mortality or recruitment rates, tree size or wood density. Species were classified along a continuum of species light requirements, with at one side fast-growing light-demanding pioneer species, and at the other side slow-growing shade-tolerant understory species (Lieberman et al., 1985; Swaine and Whitmore, 1988; Condit et al., 1996; Favrichon, 1998; Poorter et al., 2003; Nascimento et al., 2005; Chazdon et al., 2010). However, the number of species groups described in these studies was generally less than nine groups. Previous studies often took account of the growth response to light environment in their classification through species light requirement for regeneration and/or growth. Because we took into account the growth response to drought in our species classification, species with similar light requirements but different growth responses to drought were separated into different groups (for instance PFTs MT1 to MT3). This may explain the high number of groups in our classification.

When we related the PFTs to species functional traits, we found first that the two pioneer groups (P1 and P2) had significant lower wood densities. Moreover, the other PFTs, especially those with slow-growing shade-tolerant species, had no significantly higher wood densities, which is unexpected according

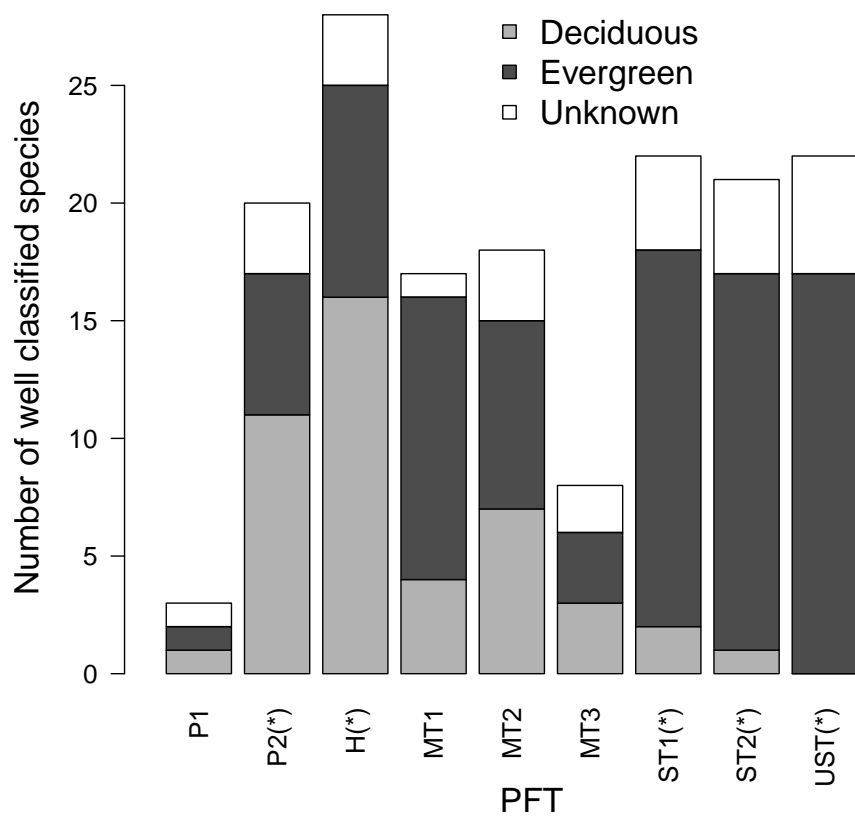


Figure B.3: Number of evergreen and deciduous species in each group. Groups marked with a star are significantly related to one leaf phenology.

to the negative relationship found between wood density and relative growth rate (Poorter et al., 2008; Wright et al., 2010). Actually, at the M'Baïki study site, there was no species with high wood densities ( $> 1 \text{ g cm}^{-3}$ ), and the average wood density ( $0.57 \text{ g cm}^{-3}$ , with an interquartile range of  $0.45\text{--}0.71 \text{ g cm}^{-3}$ ) was lower than the range of average values reported for African rain forests ( $0.58\text{--}0.67 \text{ g cm}^{-3}$ , Henry et al., 2010) and for Neotropical rain forests ( $0.64 \text{ g cm}^{-3}$  on average, Henry et al., 2010). This lack of heavy wood species is in part explained by logging activities on the site, that increase the abundance of softwood light demanding species. But this bias is reduced because undisturbed plots were also included in the analysis. Although this could also be due to a sampling bias (African wood densities are more documented for light woods than for heavy woods), if confirmed, it would indicate that species are globally more light-demanding at M'Baïki than in other tropical rain forests and that the forest was presumably disturbed in the recent past.

Second, potential size was significantly related to PFTs. PFT H had a significant higher adult stature, and PFTs ST2, and UST had a significant lower adult stature than the median adult stature of all species. All other PFTs contained a broad range of potential sizes, indicating that species classification based on the growth response did not capture well the vertical stratification of tree species in the stand. This is consistent with previous results on species classification in tropical rain forests, that showed that species could be ordinated along two nearly independent axes that sum up correlated traits (Gourlet-Fleury et al., 2005; Turner, 2001): the first axis collates potential size, life span and mortality rate; the second axis collates growth rate and wood density. The weak relationship between potential size and growth response may be due to the high variability of the growth rates during tree life development for the majority of the species, induced by changes in light conditions as trees are growing (Clark and Clark, 1992). Understory shade-tolerant species with a small adult stature stay in low light conditions throughout all their lifetime (except when a gap is formed).

Finally, as regards phenology, the continuum we found opposed fast-growing pioneer species with high light requirements that are mainly deciduous (except group P1), to slow-growing shade-tolerant species that are mainly evergreen (Fig. B.3). This relationship between leaf phenology and light requirements for growth is consistent with the trade-off between two sets of plant traits: those on one hand that lead to high rates of productivity, and those on the other that lead to long leaf lifespans and then low nutrient loss rates (Aerts, 1995; Wright et al., 2004).

As diameter was used as a predictor of growth in the growth model, changes in growth rate through tree ontogeny could be captured. Seven PFTs had a positive relationship between growth and diameter, and the PFT MT2 showed the highest response. This group can be interpreted as a group of emergent species, with a characteristic ontogenetic shift in growth rates, that is a change in growth strategy with the development history of the tree within its own lifetime (Clark and Clark, 1992). Small trees of these species can develop in low light conditions and exhibit low growth rates, and as they become taller and they reach the canopy, they grow in high light conditions and exhibit higher growth rates. Moreover, with the exception of groups P1, and ST1, tree growth increased with diameter. This is consistent with the overall growth pattern of trees in tropical rain forests as long as linear relationships are investigated; if

non-linear relationships had been investigated, a decrease of growth for the largest diameters would have been expected (Gourlet-Fleury and Houllier, 2000). For the two remaining groups P1, and ST1, a constant growth rate at all diameters was found. For P1 species, this can be understood as they spend all their life cycle in high light conditions, and thus always express their maximum potential growth. For ST1 species, this can be

#### B.4.2 Growth response to the environment

The second and third aims of this study were to model tree growth response to environment and its variation according to PFTs. Baker et al. (2003) reported that pioneer species showed greater growth responses to increased irradiance than shade tolerance species, while Delcamp et al. (2008) showed an opposite pattern. Our results extended the findings of Baker et al. (2003), the growth response to an increased irradiance were not only the highest for pioneer species and the lowest for understory shade-tolerant species, but the response was also correlated to the species position on the continuum of light requirements for growth (Fig. B.2c). Kariuki et al. (2006) also found growth patterns that decreased from the shade-intolerant species (as P1 and P2 groups), through moderate shade-tolerant, emergent, and shade-tolerant canopy species (as MT. groups), then shade-tolerant mid canopy species (as ST. groups), and finally shade-tolerant understory species (as UST group).

The average rainfall during the dry season captured the main effect of drought (dry season intensity). For all PFTs, when dry season intensity increased, tree diameter increment decreased (Fig. B.2e). The intensity of the growth response to dry season intensity (main effect of drought) varied with the PFT, and PFT showed also contrasting patterns of response to dry season length and average annual soil water content.

The growth response to dry season intensity was correlated to the species position on the continuum of light requirements: light demanding species responded the most to drought, and shade tolerant species responded the least. Shade-tolerant evergreen species (PFT UST) were also not sensitive to the dry season length and the average annual soil water content (Fig. B.2f, g). The low impact of drought on the growth of these species can be explained by their position in the vertical structure of the forest. Indeed, these species were in the understorey, and the canopy above may limit evapotranspiration, protecting them from drought.

The growth of pioneer species (PFT P1) increased as the length of the dry season increased. This group was mainly composed of gap specialist evergreen species *Musanga cecropioides*. For this highly light demanding species, the dry season length seems to more reflect light availability than water availability. Indeed, during the dry season, the overall light available at the stand scale is higher because of the leaf fall of deciduous species. Although this species was sensitive to the soil water content, it seems to be able to grow during the all dry season.

The growth of light demanding deciduous species (PFT H) decreased as the length of the dry season increased. When dry season was long, the annual growth period was shorter, especially for deciduous species. Surprisingly, when the average annual soil water content decreased (drought increased), tree

diameter increment increased.

To conclude, when dry season was intense and long, and when the annual drought was high (low meanSW), globally tree species growth responded negatively. These results are consistent with those of [Clark et al. \(2003\)](#). However, despite this trend, the PFTs showed variable sensitivity to drought according to the length of the dry season or the minimum soil water content and this cannot be explained by the specific functional characteristics used here. For instance, we cannot distinguish clear contrasting patterns of response to drought between deciduous and evergreen species. This can be explained by the diversity of the temporal patterns of leaf fall, and a possible interaction between leaf phenology and the position in the vertical structure of the forest. More investigations are needed, also to take account of potentially different specific root systems or stem water storage.

### **B.4.3 Advantages and limitations of the classification method**

To calibrate our model and classify species, we used growth data from permanent sample plots (re-measurements). The growth observations were then temporally autocorrelated. Data autocorrelation does not bias the coefficient estimates in the linear model, but impacts their significance. In classical multiple regression with variable selection, when growth is temporally autocorrelated, discarding this autocorrelation brings an overestimation of the number of meaningful predictors selected in the model. In our case, the predictors selection was realized through the lasso method: a covariate was kept in the model if its regression coefficient was greater than an adaptive threshold determined by a tuning parameter (see Appendix S3 Eq. 2). The greater the tuning parameter, the more selective the variable selection. Hence, by increasing its value, it is possible to compensate for the effect of data autocorrelation ([Gupta, 2009](#)). However, further work is needed to properly adjust the value depending on the level of temporal autocorrelation.

Our classification method has the advantage to fulfill three objectives in a consistent, integrated way: classify species, define the growth response, and select meaningful predictors of growth. The combination of the lasso penalization with finite mixture regression and repeated measurements enabled us to identify growth patterns across PFTs. This classification method only based on the growth of installed juveniles and adults ( $\text{dbh} \geq 10 \text{ cm}$ ), was a powerful tool to simultaneously identify ecological groups of species, and build groups that would bring accurate predictions for forest dynamics models, in the context of tropical forest with high species richness.

## **B.5 Acknowledgments**

We thank the ARF Project (Appui à la Recherche forestière), its six funding partners (AFD (Agence Française de Développement), CIRAD (Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement), ICRA (Institut Centrafricain de Recherche Agronomique), MEFCPE (Ministère centrafricain des Eaux et Forêts, Chasse, Pêche, chargé de l'Environnement), SCAC/MAE (Service de Coopération et d'Actions Culturelles), and SCAD (Société Centrafricaine de Déroulage)), Laurent Carbonney, Emilien Dubiez, and the field workers at the M'Baïki station who participated in data collection and

data capture, and Alfred Ougou who provided rainfall data from the Boukoko station. We are grateful to Vincent Freycon for his useful help on the soil model and Sylvie Gourlet-Fleury whose comments improved the manuscript.

## References

- Aerts, R. (1995). The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution*, 10:402–407.
- Baker, T. R., Affum-Baffoe, K., Burslem, D., and Swaine, M. D. (2002). Phenological differences in tree water use and the timing of tropical forest inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. *Forest Ecology and Management*, 171(3):261–274.
- Baker, T. R., Swaine, M. D., and Burslem, D. F. (2003). Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1-2):21–36.
- Bedel, F., Durrieu de Madron, L., Dupuy, B., Favrichon, V., Maître, H., Bar-Hen, A., and Narboni, P. (1998). Dynamique de croissance dans des peuplements exploités et éclaircis de forêt dense africaine. le dispositif de M'Baïki en république centrafricaine (1982-1995). *CIRAD Forêt, Montpellier. Série FORAFRI, document*, 1:71.
- Biging, G. and Dobbertin, M. (1995). Evaluation of competition indices in individual tree growth models. *Forest Science*, 41(2):360–377.
- Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75(5):1437–1449.
- Ceccato, P., Bango, E., Ngouanze, F., and Damio, T. (1992). Annexe 1: Etude pédologique des parcelles d'expérimentation des forêts de Boukoko et La Lolé (m'baïki) (république centrafricaine). Technical report, Projet de recherche forestière FAC / ARRF.
- Chazdon, R., Finegan, B., Capers, R., Salgado-Negret, B., Casanoves, F., Boukili, V., and Norden, N. (2010). Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 42(1):31–40.
- Clark, D. and Clark, D. (1994). Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 82:865–872.
- Clark, D., Piper, S., Keeling, C., and Clark, D. (2003). Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. *Proceedings of the national academy of sciences*, 100(10):5852–5857.
- Clark, D. A. and Clark, D. B. (1992). Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*, 62(3):315–344.
- Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Perez, R., Lao, S., Angehr, G., Hubbell, S. P., and Foster, R. B. (2004). Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Niño dry season. *Journal of Tropical Ecology*, 20(1):51–72.
- Condit, R., Hubbell, S., and Foster, R. (1996). Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science*, 7(3):405–416.

- Couralet, C., Sterck, F. J., Sass-Klaassen, U., Acker, J. V., and Beeckman, H. (2010). Species-specific growth responses to climate variations in understory trees of a Central African rain forest. *Biotropica*, 42:503–511.
- Delcamp, M., Gourlet-Fleury, S., Flores, O., and Gamier, E. (2008). Can functional classification of tropical trees predict population dynamics after disturbance? *Journal of Vegetation Science*, 19(2):209–220.
- Delire, C., Ngomanda, A., and Jolly, D. (2008). Possible impacts of 21st century climate on vegetation in Central and West Africa. *Global and Planetary Change*, 64(1-2):3–15.
- DeSarbo, W. S. and Cron, W. L. (1988). A maximum likelihood methodology for clusterwise linear regression. *Journal of Classification*, 5(2):249–282.
- Favrichon, V. (1998). Modelling the dynamics and species composition of a tropical mixed-species uneven-aged natural forest : effects of alternative cutting regimes. *Forest science*, 44(1):113–124.
- Fichtler, E., Clark, D., and Worbes, M. (2003). Age and long-term growth of trees in an old-growth tropical rain forest, based on analyses of tree rings and 14c1. *Biotropica*, 35(3):306–317.
- Gidoïn, C. (2010). Effets de la composition spécifique, de l'intensité des perturbations et des conditions environnementales sur l'accroissement en biomasse aérienne en forêt tropicale humide. Etude des dispositifs expérimentaux de Paracou en Guyane française et de M'Baïki en République Centrafricaine. Master's thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
- Gitay, H. and Noble, I. R. (1997). *What are functional types and how should we seek them?*, chapter 1, pages 3–19. Cambridge Univ Pr.
- Gourlet-Fleury, S., Blanc, L., Picard, N., Sist, P., Dick, J., Nasi, R., Swaine, M. D., and Forni, E. (2005). Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Annals of Forest Science*, 62(8):785–796.
- Gourlet-Fleury, S. and Houllier, F. (2000). Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana. *Forest Ecology and Management*, 131(1-3):269–289.
- Gupta, S. (2009). *A study of the asymptotic properties of lasso estimates for correlated data*. PhD thesis, Florida State University, Tallahassee, Florida, USA.
- Henry, M., Besnard, A., Asante, W. A., Eshun, J., Adu-Bredu, S., Valentini, R., Bernoux, M., and Saint-André, L. (2010). Wood density, phytomass variations within and among trees, and allometric equations in a tropical rainforest of Africa. *Forest Ecology and Management*, 260(8):1375–1388.
- Kariuki, M., Rolfe, M., Smith, R., Vanclay, J., and Kooyman, R. M. (2006). Diameter growth performance varies with species functional-group and habitat characteristics in subtropical rainforests. *Forest Ecology and Management*, 225:1–14.
- Khalili, A. and Chen, J. (2007). Variable selection in finite mixture of regression models. *Journal of the American Statistical Association*, 102(479):1025–1038.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G., and Peralta, R. (1985). Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 1(02):97–109.
- McLachlan, G. and Peel, D. (2000). *Finite Mixture Models*. Wiley Series in Probability and Statistics.
- Nakagawa, M., Tanaka, K., Nakashizuka, T., Ohkubo, T., Kato, T., Maeda, T., Sato, K., Miguchi, H., Nagamasu, H., Ogino, K., Teo, S., Hamid, A., and Seng, L. (2000). Impact of severe drought associated with the 1997-1998 El Niño in a tropical forest in Sarawak. *Journal of Tropical Ecology*, 16:355–367.

- Nascimento, H., Laurance, W., Condit, R., Laurance, S., D'Angelo, S., and Andrade, A. (2005). Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *Journal of Vegetation Science*, 16(6):625–634.
- Nath, C., Dattaraja, H., Suresh, H., Joshi, N., and Sukumar, R. (2006). Patterns of tree growth in relation to environmental variability in the tropical dry deciduous forest at mudumalai, southern india. *Journal of Biosciences*, 31(5):651–669.
- Pélissier, R. and Pascal, J. (2000). Two-year tree growth patterns investigated from monthly girth records using dendrometer bands in a wet evergreen forest in india. *Journal of Tropical Ecology*, 16:429–446.
- Picard, N., Mortier, F., Rossi, V., and Gourlet-Fleury, S. (2010). Clustering species using a model of population dynamics and aggregation theory. *Ecological Modelling*, 221:152–160.
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F., and Wöll, H. (2003). Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology*, 84(3):602–608.
- Poorter, L., Wright, S., Paz, H., Ackerly, D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K., Licona, J., Martinez-Ramos, M., Mazer, S., Muller-Landau, H., Peña Claros, M., Webb, C., and Wright, I. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7):1908–1920.
- Prévost, M. and Puig, H. (1981). Accroissement diamétral des arbres en guyane : observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. *Bulletin du Musée National d'histoire Naturelle de Paris*, 2:147–171.
- Scheiter, S. and Higgins, S. I. (2009). Impacts of climate change on the vegetation of Africa: an adaptive dynamic vegetation modelling approach. *Global Change Biology*, 15:2224–2246.
- Schuur, E. A. G. (2003). Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology*, 84(5):1165–1170.
- Sillans, R. (1958). *Les savanes de l'Afrique Centrale*. Éditions Paul Lechevalier.
- Swaine, M. D. and Whitmore, T. C. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75(1-2):81–86.
- Tibshirani, R. (1996). Regression shrinkage and selection via the lasso. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 58(1):267–288.
- Turner, I. M. (2001). *The Ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge Univ Press.
- Vanclay, J. (1991). Aggregating tree species to develop diameter increment equations for tropical rain-forests. 42:143–168.
- Worbes (1999). Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the caparo forest reserve in venezuela. *Journal of Ecology*, 87:391–403.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M.-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J., and Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985):821–827.
- Wright, S. J., Kitajima, K., Kraft, N., Reich, P., Wright, I., Bunker, D., Condit, R., Dalling, J., Davies, S., Diaz, S., Engelbrecht, B., Harms, K., Hubbell, S., Marks, C., Ruiz-Jaen, M., Salvador, C., and Zanne, A. (2010). Functional traits and the growth-mortality tradeoff in tropical trees. *Ecology*, 91(12):3664–3674.



Yuan, M. and Lin, Y. (2006). Model selection and estimation in regression with grouped variables. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B*, 68(1):49–67.

**Appendix S1** List of the 229 tree species or morphospecies included in the study, with their plant functional types, their posterior probabilities to belong to the PFT, and their number of growth observations.

**Appendix S2** Description of the soil model.

**Appendix S3** Full growth model description, parameter estimation method, and selection method of the number of components.

**Appendix S4** Integrated Completed Likelihood criterion evolution with groups number (Figure D1), species and plant functional types maximum diameter (Figure D2) and wood density (Figure D3).

## Appendix S1

List of the 229 tree species or morphospecies included in the study, with their plant functional types (PFT), their posterior probabilities (Post. prob.) to belong to the PFT, and their number of growth observations (Nb obs.).

Species Name	PFT	Post. prob.	Nb obs.
<i>Morphospecies</i>	P1	0,99	8
<i>Musanga cecropioides</i>	P1	1,00	5345
<i>Ricinodendron heudelotii</i>	P1	1,00	2287
<i>Albizia adianthifolia</i>	P2	1,00	35
<i>Albizia glaberrima</i>	P2	1,00	1258
<i>Albizia zygia</i>	P2	1,00	567
<i>Antrocaryon klaineanum</i>	P2	1,00	109
<i>Bosqueia angolensis</i>	P2	1,00	4271
<i>Ceiba pentandra</i>	P2	1,00	142
<i>Cleistopholis glauca</i>	P2	1,00	379
<i>Croton aubrevillei</i>	P2	1,00	420
<i>Ehretia cymosa</i>	P2	0,87	7
<i>Ficus exasperata</i>	P2	1,00	432
<i>Ficus mucoso</i>	P2	1,00	240
<i>Grewia oligoneura</i>	P2	1,00	256
<i>Hymenocardia ulmoides</i>	P2	1,00	44
<i>Macaranga paxii</i>	P2	1,00	1622
<i>Macaranga sp</i>	P2	1,00	847
<i>Maesopsis eminii</i>	P2	1,00	165
<i>Phyllanthus discoideus</i>	P2	1,00	327
<i>Piptadeniastrum africanum</i>	P2	1,00	249
<i>Polyscias fulva</i>	P2	1,00	493
<i>Terminalia superba</i>	P2	1,00	1322
<i>Trema orientalis</i>	P2	0,64	5
<i>Triplochiton scleroxylon</i>	P2	1,00	1003
<i>Uapaca heudelotii</i>	P2	0,68	19
<i>Albizia ferruginea</i>	H	1,00	102
<i>Alstonia boonei</i>	H	0,99	184
<i>Anthocleista nobilis</i>	H	0,57	10
<i>Autranella congolensis</i>	H	1,00	676
<i>Bridelia sp.</i>	H	1,00	55
<i>Canthium subcordatum</i>	H	0,82	46
<i>Celtis adolfi friderici</i>	H	1,00	2013
<i>Celtis mildbraedii</i>	H	1,00	2118
<i>Celtis philippensis</i>	H	1,00	468
<i>Cordia platythyrsa</i>	H	0,76	31
<i>Croton penduliflorus</i>	H	1,00	220
...			

continued from previous page

Species Name	PFT	Post. prob.	Nb obs.
<i>Dracaena arborea</i>	H	1,00	140
<i>Entandrophragma cylindricum</i>	H	1,00	3121
<i>Erythrophleum suaveolens</i>	H	1,00	936
<i>Fagara lemairei</i>	H	0,63	56
<i>Gambeya lacourtiana</i>	H	1,00	730
<i>Hexalobus monopetalus</i>	H	1,00	885
<i>Lannea welwitschii</i>	H	1,00	270
<i>Lovoa trichilioides</i>	H	1,00	596
<i>Milicia excelsa</i>	H	1,00	605
<i>Monodora myristica</i>	H	1,00	154
<i>Nauclea diderrichii</i>	H	1,00	166
<i>Nesogordonia papaverifera</i>	H	1,00	1344
<i>Parinari excelsa</i>	H	1,00	553
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	H	1,00	4538
<i>Porterandia cladantha</i>	H	1,00	202
<i>Pseudospondias microcarpa</i>	H	0,97	143
<i>Pterocarpus soyauxii</i>	H	1,00	1390
<i>Spathodea campanulata</i>	H	1,00	175
<i>Sterculia bequaertii</i>	H	0,49	7
<i>Tetrapleura tetraptera</i>	H	1,00	484
<i>Tridesmostemon omphalocarpoides</i>	H	1,00	684
<i>Xylopia aethiopica</i>	H	0,88	25
<i>Zanha golungensis</i>	H	1,00	1327
<i>Afzelia bipindensis</i>	MT1	0,99	357
<i>Allanblackia floribunda</i>	MT1	0,82	97
<i>Anonidium mannii</i>	MT1	1,00	2263
<i>Antiaris africana</i>	MT1	1,00	1580
<i>Bombax buonopozense</i>	MT1	0,50	41
<i>Breviea leptosperma</i>	MT1	0,73	159
<i>Discoglypsemna caloneura</i>	MT1	0,72	61
<i>Drypetes principum</i>	MT1	0,75	100
<i>Entandrophragma utile</i>	MT1	0,97	87
<i>Funtumia elastica</i>	MT1	1,00	1517
<i>Gambeya africana</i>	MT1	1,00	1219
<i>Gambeya boukokoensis</i>	MT1	1,00	965
<i>Morphospecies</i>	MT1	0,24	4
<i>Morphospecies</i>	MT1	0,47	17
<i>Morphospecies</i>	MT1	0,82	55
<i>Irvingia grandifolia</i>	MT1	1,00	465
<i>Lepidobotrys staudtii</i>	MT1	1,00	508
<i>Manilkara maboakeensis</i>	MT1	1,00	4118
<i>Manilkara pellegriniana</i>	MT1	1,00	2643

...

continued from previous page

Species Name	PFT	Post. prob.	Nb obs.
<i>Morus mesozygia</i>	MT1	0,88	893
<i>Oldfieldia africana</i>	MT1	0,95	869
<i>Ongokea gore</i>	MT1	1,00	248
<i>Pachystela brevipes</i>	MT1	1,00	174
<i>Pentaclethra macrophylla</i>	MT1	1,00	1456
<i>Pteleopsis hylodendron</i>	MT1	0,73	48
<i>Strombosia grandifolia</i>	MT1	1,00	2629
<i>Trichilia prieuriana</i>	MT1	1,00	2935
<i>Uapaca guineensis</i>	MT1	0,94	75
<i>Xylopia hypolampra</i>	MT1	1,00	316
<i>Amphimas pterocarpoides</i>	MT2	1,00	954
<i>Aningeria altissima</i>	MT2	1,00	1633
<i>Aubrevillea kerstingii</i>	MT2	1,00	2514
<i>Caloncoba glauca</i>	MT2	0,85	113
<i>Canarium schweinfurthii</i>	MT2	1,00	194
<i>Cola altissima</i>	MT2	0,81	116
<i>Dictyandra arborescens</i>	MT2	0,99	429
<i>Diospyros mannii</i>	MT2	1,00	655
<i>Donella pruniformis</i>	MT2	1,00	917
<i>Drypetes afzelii</i>	MT2	1,00	1639
<i>Entandrophragma angolense</i>	MT2	1,00	2077
<i>Eribroma oblongum</i>	MT2	1,00	4807
<i>Garcinia kola</i>	MT2	0,50	22
<i>Morphospecies</i>	MT2	1,00	54
<i>Khaya anthotheca</i>	MT2	1,00	1241
<i>Pancovia harmsiana</i>	MT2	1,00	511
<i>Pterygota bequaertii</i>	MT2	1,00	422
<i>Pycnanthus angolensis</i>	MT2	1,00	5679
<i>Santiria trimera</i>	MT2	1,00	2519
<i>Syzygium rowlandii</i>	MT2	1,00	583
<i>Tetrorchidium didymostemon</i>	MT2	1,00	587
<i>Celtis zenkeri</i>	MT3	1,00	27112
<i>Copaifera mildbraedii</i>	MT3	1,00	215
<i>Detarium macrocarpum</i>	MT3	1,00	338
<i>Drypetes capillipes</i>	MT3	1,00	904
<i>Drypetes gossweileri</i>	MT3	1,00	1671
<i>Entandrophragma candollei</i>	MT3	1,00	1109
<i>Euphorbia beillei</i>	MT3	0,94	222
<i>Gaertnera paniculata</i>	MT3	0,34	10
<i>Garcinia afzelii</i>	MT3	0,94	178
<i>Morphospecies</i>	MT3	1,00	810
<i>Morphospecies</i>	MT3	0,28	9
...			

continued from previous page

Species Name	PFT	Post. prob.	Nb obs.
<i>Irvingia gabonensis</i>	MT3	0,94	141
<i>Treculia africana</i>	MT3	1,00	1350
<i>Afrostryax lepidophyllus</i>	ST1	0,78	201
<i>Anopyxis klaineana</i>	ST1	0,92	305
<i>Aphania senegalensis</i>	ST1	1,00	223
<i>Blighia welwitschii</i>	ST1	1,00	920
<i>Chaetacme aristata</i>	ST1	0,75	86
<i>Coelocaryon preussii</i>	ST1	1,00	11275
<i>Cola lateritia</i>	ST1	1,00	2717
<i>Dacryodes edulis</i>	ST1	0,98	74
<i>Desplatsia dewevrei</i>	ST1	1,00	677
<i>Diospyros crassiflora</i>	ST1	1,00	1707
<i>Drypetes obanensis</i>	ST1	1,00	1820
<i>Duboscia macrocarpa</i>	ST1	1,00	1544
<i>Fagara lemairei</i>	ST1	1,00	456
<i>Fernandoa</i> sp.	ST1	1,00	458
<i>Guarea cedrata</i>	ST1	0,75	166
<i>Hemandradenia</i> sp.	ST1	0,60	225
<i>Morphospecies</i>	ST1	0,24	6
<i>Morphospecies</i>	ST1	0,32	7
<i>Irvingia excelsa</i>	ST1	1,00	454
<i>Lecaniodiscus cupanioides</i>	ST1	1,00	2390
<i>Lophira alata</i>	ST1	1,00	80
<i>Manilkara letouzeyi</i>	ST1	0,45	48
<i>Myrianthus arboreus</i>	ST1	1,00	642
<i>Ophiobotrys</i> sp.	ST1	1,00	353
<i>Pachyelasma tessmannii</i>	ST1	0,71	12
<i>Panda oleosa</i>	ST1	0,99	268
<i>Parinari kerstingii</i>	ST1	1,00	148
<i>Pausinystalia macroceras</i>	ST1	1,00	3131
<i>Polyalthia suaveolens</i>	ST1	1,00	2103
<i>Rauvolfia vomitoria</i>	ST1	0,55	37
<i>Strychnos</i> sp.	ST1	0,85	132
<i>Swartzia fistuloides</i>	ST1	0,85	113
<i>Tabernaemontana crassa</i>	ST1	1,00	679
<i>Trichilia</i> sp.	ST1	0,94	99
<i>Vepris louisii</i>	ST1	0,97	194
<i>Angylocalyx pyraertii</i>	ST2	1,00	7042
<i>Barteria nigritiana</i>	ST2	0,25	10
<i>Beilschmiedia congolana</i>	ST2	0,99	275
<i>Bertiera montana</i>	ST2	0,32	3
<i>Caloncoba dusenii</i>	ST2	0,46	21
...			

continued from previous page

Species Name	PFT	Post. prob.	Nb obs.
<i>Corynanthe pachyceras</i>	ST2	1,00	1703
<i>Dialium guineense</i>	ST2	1,00	1997
<i>Dichostemma glaucescens</i>	ST2	1,00	542
<i>Diospyros canaliculata</i>	ST2	1,00	1383
<i>Drypetes chevalieri</i>	ST2	1,00	2165
<i>Drypetes sp.</i>	ST2	1,00	2034
<i>Garcinia punctata</i>	ST2	1,00	11229
<i>Guarea laurentii</i>	ST2	1,00	1583
<i>Morphospecies</i>	ST2	0,38	6
<i>Morphospecies</i>	ST2	0,35	7
<i>Morphospecies</i>	ST2	0,36	3
<i>Klainedoxa gabonensis</i>	ST2	1,00	720
<i>Mallotus oppositifolius</i>	ST2	1,00	468
<i>Olex subscorpioidea</i>	ST2	0,54	57
<i>Omphalocarpum procerum</i>	ST2	1,00	920
<i>Ophiobotrys zenkeri</i>	ST2	1,00	471
<i>Pancovia laurentii</i>	ST2	1,00	5054
<i>Parkia filicoidea</i>	ST2	0,58	94
<i>Sapium ellipticum</i>	ST2	1,00	750
<i>Scottellia coriacea</i>	ST2	1,00	5036
<i>Staudtia kamerunensis</i>	ST2	1,00	17540
<i>Strombosiaopsis tetrandra</i>	ST2	1,00	2056
<i>Trema sp.</i>	ST2	0,49	7
<i>Tricalysia sp.</i>	ST2	0,35	3
<i>Trichilia heudelotii</i>	ST2	0,98	172
<i>Trichilia rubescens</i>	ST2	1,00	3674
<i>Allanblackia floribunda</i>	UST	0,98	96
<i>Balanites wilsoniana</i>	UST	0,91	164
<i>Barteria fistulosa</i>	UST	1,00	521
<i>Caloncoba welwitschii</i>	UST	0,56	12
<i>Carapa procera</i>	UST	1,00	7009
<i>Cola chlamydanthia</i>	UST	1,00	593
<i>Cola nitida</i>	UST	1,00	2698
<i>Dalbergia hostilis</i>	UST	0,33	2
<i>Dasylepis seretii</i>	UST	1,00	8635
<i>Dichrostachys glomerata</i>	UST	0,94	16
<i>Diospyros iturensis</i>	UST	1,00	4788
<i>Drypetes capillipes</i>	UST	0,79	11
<i>Drypetes gilgiana</i>	UST	1,00	1830
<i>Drypetes sp.</i>	UST	0,92	7
<i>Garcinia polyantha</i>	UST	1,00	1579
<i>Glyphaea brevis</i>	UST	1,00	68

...

continued from previous page

Species Name	PFT	Post. prob.	Nb obs.
<i>Morphospecies</i>	UST	0,60	8
<i>Morphospecies</i>	UST	0,67	7
<i>Morphospecies</i>	UST	0,52	6
<i>Morphospecies</i>	UST	0,77	6
<i>Leptonychia pubescens</i>	UST	0,85	9
<i>Macaranga heudelotii</i>	UST	0,52	7
<i>Mallotus subulatus</i>	UST	1,00	206
<i>Mammea africana</i>	UST	0,82	217
<i>Massularia acuminata</i>	UST	1,00	685
<i>Microdesmis puberula</i>	UST	1,00	40
<i>Ouratea affinis</i>	UST	1,00	211
<i>Oxystigma oxyphyllum</i>	UST	0,58	2
<i>Pycnanthus marchalianus</i>	UST	0,79	18
<i>Radlkofera calodendron</i>	UST	1,00	859
<i>Rauvolfia macrophylla</i>	UST	0,99	25
<i>Rinorea oblongifolia</i>	UST	1,00	2701
<i>Morphospecies</i>	UST	1,00	393
<i>Ritchiea duchesnei</i>	UST	0,57	90
<i>Rothmannia longiflora</i>	UST	0,41	4
<i>Synsepalum stipulatum</i>	UST	1,00	4423
<i>Synsepalum subcordatum</i>	UST	1,00	309
<i>Thomandersia laurifolia</i>	UST	1,00	543
<i>Vitex grandifolia</i>	UST	1,00	450
<i>Voacanga africana</i>	UST	0,77	63

## Appendix S2

The water balance model writes:

$$SW_t = SW_{t-1} + P_t - E_t$$

where  $SW_t$  is the soil water content,  $P_t$  the monthly rainfall (mm) and  $E_t$  the monthly evapotranspiration (mm). The time step is one month. As evapotranspiration measurements were not available, we used the average monthly evapotranspiration computed between 1945 and 1982 by [Franquin et al. \(1988\)](#). The monthly sequence was identically repeated across years after 1982. The initial time  $t_0$  was set in August 1981, the core of the wet season when soil is saturated with water. In this case,  $SW_{t=0}$  is the soil available water capacity (AWC). AWC varies with soil texture and rooting depth. Assuming that rooting depth is constant, AWC remains constant over time and is equal to  $AWC = \theta_{FC} - \theta_{PWP}$ .  $\theta_{FC}$  is the amount of water content held in soil at field capacity (matric potential of  $-0.01$  MPa or less) that varies with soil texture, and  $\theta_{PWP}$  is the amount of water content held in soil at permanent wilting point (matric potential of  $-1.5$  MPa or less). To convert AWC in millimeters of water we applied the equation developed by [Cazemier et al. \(2001\)](#)

$$AWC = \sum dh_i \times bd_i \times \frac{100 - st_i}{100} \times (\theta_{FC_i} - \theta_{PWP_i})$$

where  $dh_i$  is the width of the  $i$ th soil horizon,  $bd_i$  the bulk density and  $st_i$  the gravel content.

Soils on the subplots were described by [Ceccato et al. \(1992\)](#), so we know for each tree on which soil type it is growing. Five soil categories were defined: shallow soil on bedrock; gravelly soil on bedrock less than one meter depth; gravelly soil from the soil surface to two meters depth; deep gravelly soil from the soil surface to three meters depth; and deep soil with a four meters depth. Soil depth was chosen using previous studies in tropical forests. [Canadell et al. \(1996\)](#) reported a maximum rooting depth of  $3.7 \pm 0.5$  m for tropical deciduous forest. Moreover, [Jackson et al. \(1996\)](#) reviewed that 95% of root biomass is in the first two metres in tropical deciduous or evergreen forests. For gravelly soil, the gravel content  $st_i$  was set to 50 percent of ferruginous nodules following [Boulvert \(1983\)](#), for the first 50 cm for gravelly soil and below one meter depth for deep gravelly soil. Soil layers characteristics:  $\theta_{FC}$ ,  $\theta_{PWP}$ ,  $bd_i$  and  $dh_i$  are known for five soil profiles dug in the study site. Soil properties for the last soil layer of the profile were then extended to deeper layers.

AWC values varies from 19 to 39  $\text{mm m}^{-1}$ . The AWC estimated for ferralsols in RCA by FAO ([FAO/IIASA/ISRIC/ISS-CAS/JRC, 2009](#)) was 50  $\text{mm m}^{-1}$ .

## References

- Boulvert, Y. (1983). *Carte pédologique de la République Centrafricaine à 1: 1 000.000*. ORSTOM.
- Canadell, J., Jackson, R., Ehleringer, J., Mooney, H., O.E.Sala, and Schulze, E. (1996). Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, 108:583–595.
- Cazemier, D. R., Lagacherie, P., and Martin-Clouaire, R. (2001). A possibility theory approach for estimating available water capacity from imprecise information contained in soil databases. *Geoderma*, 103:113–132.
- Ceccato, P., Bango, E., Ngouanze, F., and Damio, T. (1992). Annexe 1: Etude pédologique des parcelles d'expérimentation des forêts de Boukoko et La Lolé (m'baïki) (république centrafricaine). Technical report, Projet de recherche forestière FAC / ARRF.
- FAO/IIASA/ISRIC/ISS-CAS/JRC (2009). Harmonized World Soil Database (version 1.1). FAO, Rome, Italy and IIASA, Laxenburg, Austria.



- Franquin, P., Diziain, R., Cointepas, J., Boulvert, Y., and Rouget, B. (1988). *Agroclimatologie du Centrafrique*. ORSTOM, Paris.
- Jackson, R. B., Canadell, J., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E., and Schulze, E. D. (1996). A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108(3):389–411.

## Appendix S3

### Finite mixture of linear models

The finite mixture of linear models writes:

$$\Delta D \sim \sum_{k=1}^K \pi_k \mathcal{N}(\mathbf{X}_k \boldsymbol{\gamma}_k, \sigma_k^2)$$

where  $\Delta D$  is the diameter increment of a tree,  $\mathcal{N}(\mu, \sigma^2)$  is the normal distribution with mean  $\mu$  and variance  $\sigma^2$ ,  $K$  the number of components (number of species groups),  $\pi_k$  the mixing proportion of component  $k$  ( $\sum_{k=1}^K \pi_k = 1$ ),  $\mathbf{X}_k$  the design matrix of the meaningful predictors for component  $k$ ,  $\boldsymbol{\gamma}_k$  the set of coefficients for component  $k$ , and  $\sigma_k$  the residual standard error for component  $k$ . If there are  $p_k$  meaningful predictors for component  $k$ , the design matrix  $\mathbf{X}_k$  is a  $1 \times (p_k + 1)$  matrix (for a single observation) that contains 1 on its first column (for the intercept) and the  $p_k$  meaningful variables on the subsequent columns. The coefficients  $\boldsymbol{\gamma}_k$  form a vector with length  $p_k + 1$ , whose first element is the intercept and whose  $p_k$  subsequent elements are the coefficients associated with each predictor.

Let  $p$  be the total number of predictors (here  $p = 6$ ), and let  $\mathbf{X}$  be the complete design matrix with  $p + 1$  columns that includes all the predictors. The vector  $\boldsymbol{\gamma}_k$  is restricted to the  $p_k$  predictors that are meaningful for species group  $k$ . Let  $\boldsymbol{\beta}_k$  be the vector of length  $p + 1$  obtained from  $\boldsymbol{\gamma}_k$  by complementing it with zeros for the non-meaningful predictors: the  $i$ th element of  $\boldsymbol{\beta}_k$  is 0 if the  $i$ th environmental predictor is not meaningful for species group  $k$ , and it corresponds to an element of  $\boldsymbol{\gamma}_k$  if the predictor is meaningful. Then,

$$\mathbf{X}_k \boldsymbol{\gamma}_k = \mathbf{X} \boldsymbol{\beta}_k$$

Let  $S$  be the number of species (here  $S = 229$ ), let  $T$  be the number of measurement times in the data set (here  $T = 19$ , from 1982 to 1989 and from 1995 to 2008), let  $n_{st}$  be the number of trees from species  $s$  measured at time  $t$  (where  $s = 1, \dots, S$  and  $t = 1, \dots, T$ ), and let  $n = \sum_{s=1}^S \sum_{t=1}^T n_{st}$  be the total number of observations in the data set (here  $n = 274,026$ ). Let  $\Delta D_{sti}$  be the observed diameter increment at time  $t$  for the  $i$ th tree of species  $s$ , and let  $\mathbf{Y} = (\Delta D_{111}, \dots, \Delta D_{1Tn_{1T}}, \Delta D_{211}, \dots, \Delta D_{2Tn_{2T}}, \dots, \Delta D_{S11}, \dots, \Delta D_{STn_{ST}})$  be the data set with the  $n$  observations on diameter increments. Let  $\boldsymbol{\theta}_k = (\boldsymbol{\beta}_k, \sigma_k)$  be the  $(p + 2)$ -vector of parameters for component  $k$ , and let  $\boldsymbol{\psi} = (\boldsymbol{\theta}_1, \dots, \boldsymbol{\theta}_K, \pi_1, \dots, \pi_K)$  be the vector of all parameters to estimate. The length of  $\boldsymbol{\psi}$  is  $(p + 3)K$ , including  $\sum_{k=1}^K (p - p_k)$  zeros. The log-likelihood of the  $n$  observations was computed as:

$$\ell_n(\boldsymbol{\psi} | \mathbf{Y}) = \sum_{s=1}^S \sum_{t=1}^T \sum_{i=1}^{n_{st}} \log \left[ \sum_{k=1}^K \pi_k \phi(\Delta D_{sti} | \mathbf{X} \boldsymbol{\beta}_k, \sigma_k^2) \right] \quad (\text{B.1})$$

where  $\phi(\cdot | \mu, \sigma^2)$  is the density of the normal distribution with mean  $\mu$  and variance  $\sigma^2$ . This expression assumes that all observations are independent. This is consistent when considering different trees, but can be questioned when considering the same tree at different times, since growth is often temporally autocorrelated. This will be later commented in the discussion.

### Parameter estimator

The estimator  $\hat{\boldsymbol{\psi}}$  of the model's parameters  $\boldsymbol{\psi}$  corresponds to the maximum of a penalized version of the log-likelihood:

$$\hat{\boldsymbol{\psi}} = \arg \max_{\boldsymbol{\psi}} \left\{ \ell_n(\boldsymbol{\psi} | \mathbf{Y}) - p_n(\boldsymbol{\psi}) \right\}$$

where  $p_n$  is a penalty. We used the lasso penalization to perform variable selection in each component Khalili and Chen (2007):

$$p_n(\psi) = \sum_{k=1}^K \pi_k \left( \sum_{j=1}^{p+1} \gamma_{nk} \sqrt{n} |\beta_{kj}| \right) \quad (\text{B.2})$$

where  $\beta_{kj}$  is the  $j$ th element of  $\beta_k$  and  $\gamma_{nk}$  is a tuning parameter. With this penalty, coefficients  $\beta_{kj}$  that are too small are automatically shrunk to zero, thus excluding the corresponding predictors  $j$  from the set of meaningful predictors Tibshirani (1996); Yuan and Lin (2006); Khalili and Chen (2007). Tuning parameters  $\gamma_{nk}$  and the threshold for shrinkage to zero were defined following Friedman et al. (2010a). All predictors were centered and scaled to be in the same order of magnitude, which allowed us to use the same threshold for all predictors.

## Parameter estimation

Because of the sum within the log in (B.1), the penalized log-likelihood cannot be maximized analytically, but can be numerically maximized using the EM algorithm Dempster et al. (1977); McLachlan and Krishnan (2008). The EM algorithm is an iterative algorithm that alternates between two steps, the E (or expectation) step, and the M (or maximization) step. It starts with a random assignment of the species to the  $K$  groups. This gives the initial values  $w_{stik}^{(0)}$  of the posterior probability that the  $i$ th tree at time  $t$  from species  $s$  belongs to species group  $k$ :  $w_{stik}^{(0)} = 1$  if species  $s$  is initially assigned to group  $k$ , and 0 otherwise.

In the M-step, the penalized log-likelihood is maximized for each component separately using the posterior probabilities of the observations as weights. This gives the estimate at the  $m$ th iteration of the algorithm of the parameters of the  $k$ th component as:

$$\hat{\theta}_k^{(m)} = \arg \max_{\theta_k} \left\{ \sum_{s=1}^S \sum_{t=1}^T \sum_{i=1}^{n_{st}} w_{stik}^{(m-1)} \log \phi(\Delta D_{sti} | \mathbf{X} \beta_k, \sigma_k^2) - \sum_{j=1}^{p+1} \gamma_{nk} \sqrt{n} |\beta_{kj}| \right\}$$

Details on how to compute  $\hat{\theta}_k^{(m)}$  from data can be found in Tibshirani (1996) or Khalili and Chen (2007). Notice that if  $\gamma_{nk} = 0$  (no lasso penalization), this is a weighted linear regression, and then  $\hat{\theta}_k^{(m)}$  identifies with the weighted least squares estimate of the parameters of the linear regression.

In the E-step, the posterior probability that the  $i$ th tree at time  $t$  from species  $s$  belongs to species group  $k$  is computed as:

$$w_{stik}^{(m)} = \frac{\pi_k^{(m)} \prod_{t'=1}^T \prod_{i'=1}^{n_{st'}} \phi(\Delta D_{st'i'} | \mathbf{X} \beta_k^{(m)}, \sigma_k^{2(m)})}{\sum_{l=1}^K \pi_l^{(m)} \prod_{t'=1}^T \prod_{i'=1}^{n_{st'}} \phi(\Delta D_{st'i'} | \mathbf{X} \beta_l^{(m)}, \sigma_l^{2(m)})}$$

An important point to notice is that  $w_{stik}^{(m)}$  does not depend on  $t$  and  $i$ . This is specific to repeated measurements and ensures that when assigning an individual to a species group, all its conspecific are also assigned to the same group. In other words, posterior group probabilities are computed at the species level rather than at the individual level. Then, the prior group probabilities are updated as:

$$\pi_k^{(m+1)} = \frac{1}{n} \sum_{s=1}^S \sum_{t=1}^T \sum_{i=1}^{n_{st}} w_{stik}^{(m)}$$

The E and M steps are alternatively iterated to convergence, which we defined as no absolute change greater than  $10^{-6}$  in the  $L_1$  norm of  $\psi$  in one iteration Khalili and Chen (2007). To ensure that the convergence of the algorithm was not to a local minimum, we used three different initial random species assignment to groups.

Model fitting was implemented in R software R Development Core Team (2009) using flexmix package

Leisch (2004) for the finite mixture of linear models, and glmnet package Friedman et al. (2010b) for the lasso penalization.

## Species classification

Let  $\hat{w}_{sk}$  be the posterior probability that species  $s$  belongs to group  $k$ :

$$\hat{w}_{sk} = \frac{\hat{\pi}_k \prod_{t=1}^T \prod_{i=1}^{n_{st}} \phi(\Delta D_{sti} | \mathbf{X} \hat{\beta}_k, \hat{\sigma}_k^2)}{\sum_{l=1}^K \hat{\pi}_l \prod_{t=1}^T \prod_{i=1}^{n_{st}} \phi(\Delta D_{sti} | \mathbf{X} \hat{\beta}_l, \hat{\sigma}_l^2)}$$

The species classification was defined by assigning each species to the group with the maximum a posteriori probability. Hence, species  $s$  was assigned to group  $\kappa(s)$ , with  $\kappa(s) = \arg \max_k \{\hat{w}_{sk}\}$ .

## Number of components

The model fitting described in the previous paragraphs supposes that the number  $K$  of groups is known. To estimate  $K$ , we fitted the finite mixture of linear models for  $K = 1, 2, \dots, S$ , and estimated the optimal value of  $K$  as the one that approximately minimized the integrated completed likelihood (or ICL) criterion Biernacki et al. (2000). The ICL criterion is an adaptation of the BIC criterion to the finite mixture of models, and was computed as:

$$\text{ICL} = -2 \sum_{s=1}^S \sum_{t=1}^T \sum_{i=1}^{n_{st}} \log \phi(\Delta D_{sti} | \mathbf{X} \hat{\beta}_{\kappa(s)}, \hat{\sigma}_{\kappa(s)}^2) + \left( \sum_{k=1}^K p_k \right) + 3K - 1$$

The ICL criterion decreased as  $K$  increased for  $K$  up to 20. The decrease was very sharp at first, and then got slower. The value of  $K$  where the knee in the ICL decrease was observed was taken as the optimal number of groups Hastie et al. (2009).

## References

- Biernacki, C., Celeux, G., and Govaert, G. (2000). Assessing a mixture model for clustering with the integrated completed likelihood. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, 22(7):719–725.
- Dempster, A., Laird, N., and Rubin, D. (1977). Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B*, 39:1–38.
- Friedman, J., Hastie, T., and Tibshirani, R. (2010a). A note on the group lasso and a sparse group lasso. *preprint*.
- Friedman, J., Hastie, T., and Tibshirani, R. (2010b). Regularization paths for generalized linear models via coordinate descent. *Journal of Statistical Software*, 33(1):1–22.
- Hastie, T., Tibshirani, R., and Friedman, J. (2009). *The elements of statistical learning: data mining, inference and prediction*. Springer, second edition edition.
- Khalili, A. and Chen, J. (2007). Variable selection in finite mixture of regression models. *Journal of the American Statistical Association*, 102(479):1025–1038.
- Leisch, F. (2004). FlexMix: A general framework for finite mixture models and latent class regression in R. *Journal of Statistical Software*, 11(8):1–18.

- McLachlan, G. and Krishnan, T. (2008). *The EM Algorithm and Extensions*. Wiley Series in Probability and Statistics.
- R Development Core Team (2009). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
- Tibshirani, R. (1996). Regression shrinkage and selection via the lasso. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 58(1):267–288.
- Yuan, M. and Lin, Y. (2006). Model selection and estimation in regression with grouped variables. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B*, 68(1):49–67.

Appendix S4

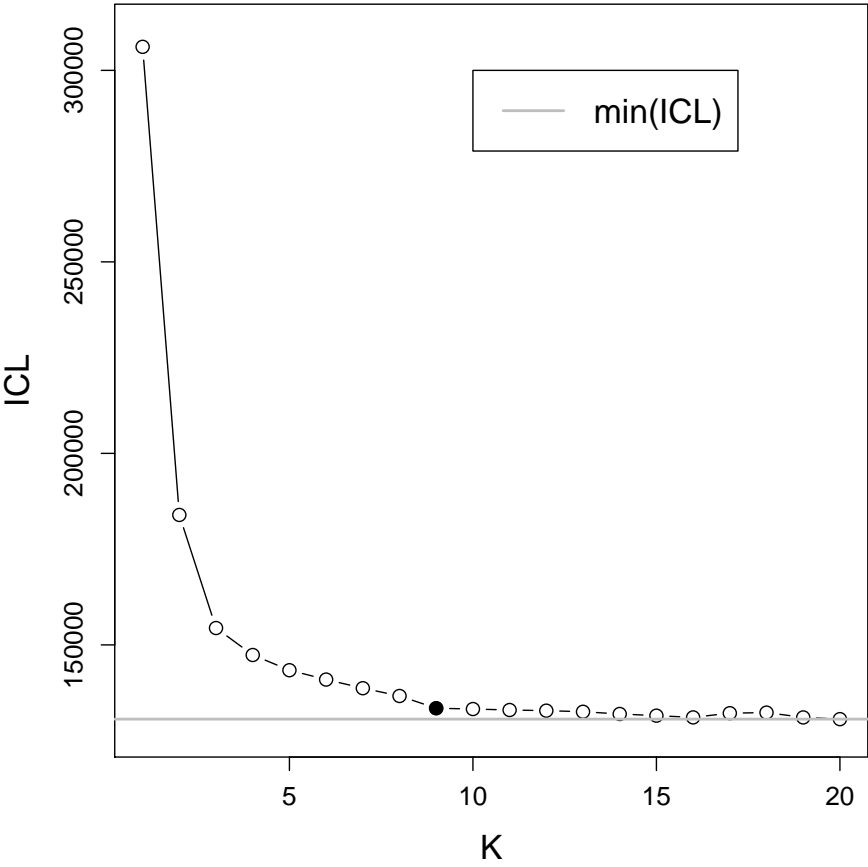


Figure 1: Integrated Completed Likelihood (ICL) criterion as a function of the number  $K$  of groups. The grey line shows the minimum of ICL. The optimal number of group was found for  $K = 10$  species groups, at the knee of the curve.

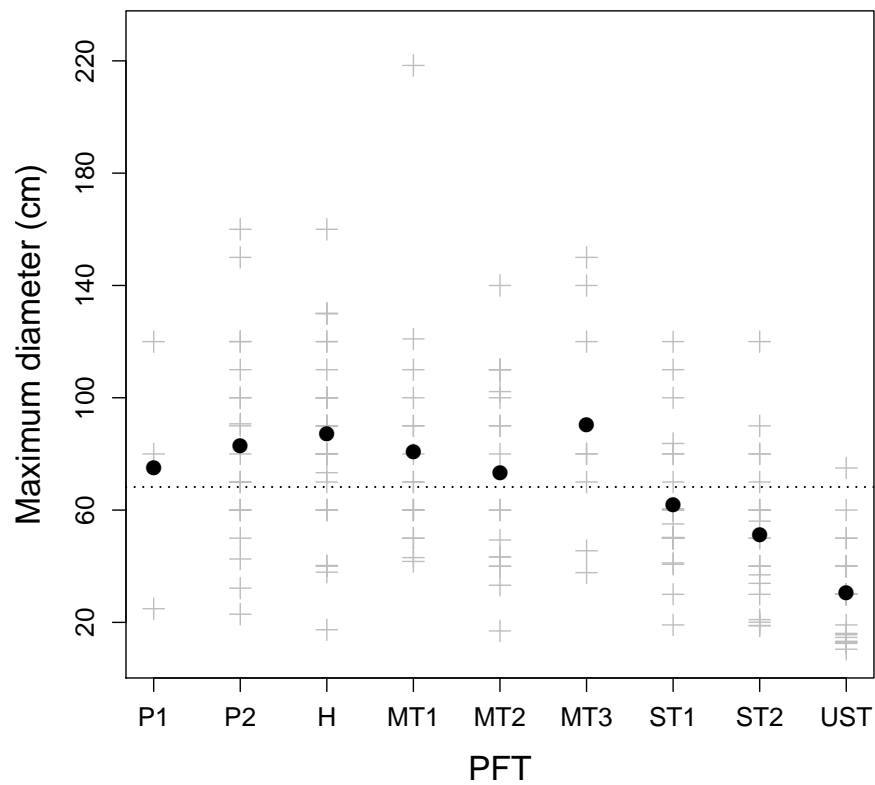


Figure 2: Species maximum diameter (cross) and average maximum diameter of each group (point). Average diameter of PFTs H, ST2 and UST differed significantly from the average maximum diameter of all species (p-value < 0.05).

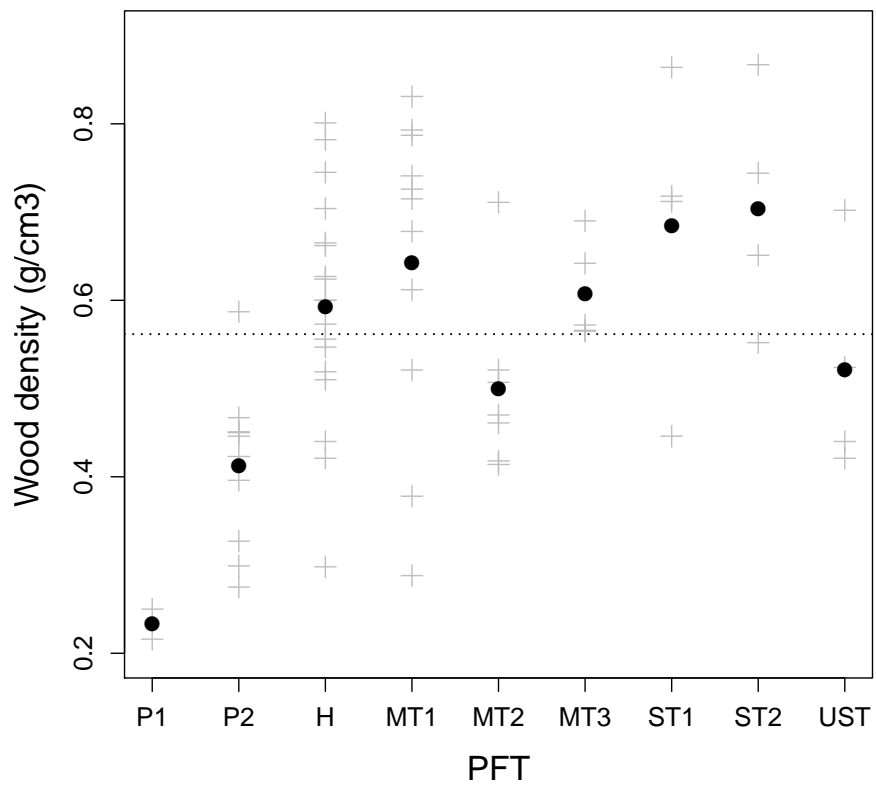


Figure 3: Species wood density (cross) and average wood density of each group (point). Groups that differ significantly from the average wood density of all species are P1 and P2 (p-value < 0.05).





## **Annexe C**

# **A matrix model to predict the impact of climate change on a semi-deciduous tropical rain forest of Central Africa**

Dakis-Yaoba Ouédraogo, Frédéric Mortier, Sylvie Gourlet-Fleury, and Nicolas Picard.  
En préparation pour *Ecological Modelling*.

**A matrix model to predict the impact of climate change on a semi-deciduous tropical rain forest of Central Africa**

Dakis-Yaoba Ouédraogo<sup>1</sup>, Frédéric Mortier<sup>1</sup>, Sylvie Gourlet-Fleury<sup>1</sup>, and Nicolas Picard<sup>1</sup>

<sup>1</sup> CIRAD, UPR Biens et services des écosystèmes

Address for editorial correspondence : Dakis-Yaoba Ouédraogo, CIRAD, TA C-105/D Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier, France.

Email : dakis-yaoba.ouedraogo@cirad.fr

Running head : Tropical forest under climate change : a matrix model

**Abstract** A matrix transition model for size-structured populations was built to predict the climate-induced changes of a Central African tropical rain forest. The forest, located near the city of M'Baïki in the Central African Republic, has been monitored since 1982. To deal with species diversity, species were assigned to species groups depending on their recruitment, growth and mortality response to environmental factors. Future climate till 2100 was simulated along three contrasted scenarios : drier climate, wetter climate, or 'no change' climate. Species were found to be ordered along a drought tolerance gradient, and the forest response to climate was driven by this drought tolerance acting as a filter on species. Hence, under the drier climate scenario, drought sensitive species were less abundant than under the 'no change' scenario, whereas drought tolerant and drought insensitive species were more abundant. Because the forest at M'Baïki was initially rich in drought tolerant species and poor in drought sensitive species, the drier scenario was paradoxically found to have a positive effect on the stand basal area. Matrix modelling was found useful to explore climate-induced forest changes, taking account of tree demography. This type of model seems complementary to other modelling approaches to forecast the impact of climate on forests, such as dynamic vegetation models, habitat models, or gap models.

**Key words** Central African Republic, climate scenario, drought tolerance, environmental variability, population dynamics, species classification, transition matrix.

## C.1 Introduction

The central equatorial African lowland rain forests change in response to climate change (Bush et al., 2011). In the past, during the last ice age in the Quaternary, the current forest block of the Congo basin was fragmented and largely covered with savannah, with a forest-savannah transition that responded to climate changes (Elenga et al., 2004; Leal, 2004; Ngomanda et al., 2009). These changes are thought to be related to variations in rainfall patterns, perhaps driven by changes in sea surface temperature (Maley, 1989). With the current rapidly changing global climate (IPCC, 2002), the mid-term future of central African forests is questioned. Given the social and economic importance of African forests for local populations, this question has tremendous implications (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Anticipating the climate induced changes of the central African forests require some scenario of climate change, and an understanding of the impact of climate on the forest dynamics (Clark, 2004; Clark and Clark, 2011; Lewis et al., 2004). Forest dynamics modelling eventually is a useful tool to integrate this knowledge, and make quantitative or qualitative predictions for the next future hundreds years.

Although the scenarios for the future climate in central Africa are controversial (Hulme et al., 2001; Delire et al., 2008), it is generally admitted that the main feature of the climate change in central Africa will be a decrease in rainfall (Malhi and Wright, 2004). This relative drought as compared to current conditions would be more marked in Africa than in the rest of the tropical world. It will consist both in a decreasing trend in average rainfall and, perhaps more importantly, in more frequent severe drought events (that do not impact the average level of rainfall).

The response of tropical forests to climatic factors have largely been studied in the Neotropics and in southeastern Asia, but such studies are still lacking for central Africa. Drought induced tree mortality and increased susceptibility to fire have been shown to result from a decrease of rainfall, with species-dependent responses (Condit et al., 1996, 2004; Nepstad et al., 1999, 2004; Williamson et al., 2000; Laurance et al., 2001). Climate factors and, more controversially, atmospheric CO<sub>2</sub> concentration, are also likely to influence tree growth (Chambers and Silver, 2004; Clark et al., 2010).

To forecast the impact of climate change on forests, different types of models have been developed (Hannah et al., 2011). Ecophysiology-based dynamic global vegetation models (e.g., Scheiter and Higgins, 2009) precisely describe the biological processes that underly growth, mortality and recruitment, but require to estimate a huge number of species-specific parameters. Given the species richness of tropical rain forests, it is thus untractable to simulate different species with these models ; in this case, a 'typical' species that is assumed to be representative of all species is rather simulated. As a consequence, these models are more useful to predict biome changes at a continental scale than forest changes at a regional scale. Gap models (e.g., Solomon, 1986; Pastor and Post, 1988; Prentice et al., 1993; Shao, 1996; Talkkari et al., 1999), while using a simplified description of biological processes when compared to process-based models, basically suffer from the same parameter limitations, and have hardly being used for species-rich forest ecosystem (but see Shugart et al., 1980). Habitat models (e.g., Pearson et al., 2002; Hargrove and Hoffman, 2005; García-López and Allué, 2011), that rely on niche theory, model the species-specific climatic range in a hyperspace made of climatic variables. The spatial distribution of these climatic variables then

defines the spatial range of the species. Habitat models are static in space and time, and are conceptually unable to deal with situations where species are not in equilibrium with their environments (Stankowski and Parker, 2011). Yet, the species response to climate changes is inherently transient, with tree species being able to maintain standing individuals (but not to regenerate) in environments that are no longer suitable for them. Cellular automata (Ostendorf et al., 2001; Di Traglia et al., 2011) and controlled trend surfaces (Liang and Zhou, 2010) allow one to deal with the forest response to climate across a spatial gradient.

There are few models of the impacts of future climate change on vegetation in Africa. Cao et al. (2001); Hély et al. (2006); Delire et al. (2008); Scheiter and Higgins (2009) used dynamic vegetation models to study the sensitivity of biomes or of the carbon cycle to changes in precipitation regimes. Richardson et al. (2010); Mulumba et al. (2011) used habitat models to forecast the impact of climate change on specific species in South Africa and Uganda, respectively. Africa also appeared in global modelling studies of vegetation shifts due to climate change (e.g., Neilson et al., 1998; Scholze et al., 2006).

Matrix models, on the other hand, are forest dynamics models for size-structured populations (Caswell, 2001). In forest ecology and management, matrix models have been used to study natural successions, biodiversity dynamics, the impacts of natural disturbances, to evaluate economic outcomes and ecological impacts, and to optimize management strategies (Buongiorno and Gilles, 2003). Matrix models have been used in Africa to manage tropical forests and species (Osho, 1991, 1996; Debroux, 1998; Eba'a Atyi, 2000; Lahoreau et al., 2002; Namaalwa et al., 2005; Picard et al., 2009). However, so far, matrix models have hardly been used to address the impact of climate change on forests, anywhere in the world and *a fortiori* in Africa (see Liang et al., in press, for an exception).

In this study, we used a matrix model to forecast the impact of climate change on a semi-deciduous tropical rain forest in the Central African Republic. The aim was to assess the impact of potential precipitation change on stand structure and species composition, using a simple dynamics model that incorporate the diversity of species behaviours. As meteorological models for long-term forecasts make controversial predictions in central Africa, we used empirical site-specific relationships between climate indices to simulate contrasted future climate scenarios. The high tree species diversity in the rain forest was tackled by assigning species to groups. One originality of our study is that species were classified depending both on their vital rates, and on their growth, mortality and recruitment responses to the environment.

## C.2 Materials and methods

### C.2.1 Study site

The study was conducted in the M'Baïki experimental site (3°54'N and 17°56'E) established in a low-land semi-deciduous tropical rain forest of Central African Republic. Average annual rainfall is 1739 mm (1981–2008 period, Figure C.1(a)) with a 4-month dry season (November–February), and annual average monthly temperature is 24.9°C (range 19.6°C–30.2°C, 1981–1989 period) (Boukoko meteorological station, A. Ougou pers. comm.). Soils are ferralsols (FAO classification), and were further classified into two soil types : deep soils, and deep gravelly soils (Ceccato et al., 1992).

The M'Baïki experimental site consists of 10 permanent sample plots (PSP), each of 4 ha (200 m  $\times$  200 m) established in two forests less than 10 km apart (Boukoko and La Lolé forests, [Bedel et al., 1998](#)). These PSP have been inventoried every year since 1982 (except in 1997, 1999, and 2001) : all trees  $\geq 10$  cm diameter at breast height (dbh) have been individually marked and spatially located, and have been yearly measured for dbh. All species present have been identified and dead trees and newly recruited trees with dbh  $\geq 10$  cm have been surveyed. The complete botanical survey of all trees started in 1992, after which 239 species or morphospecies were identified. The type of soil in each plot has been mapped.

Seven of the ten plots were selectively logged between the 1984 and 1985 inventories. Three plots were left as controls. Logging consisted in harvesting trees with dbh  $\geq 80$  cm if belonging to one of 16 commercial species. Four of the seven plots logged were thinned two years after logging to increase light penetration. Thinning consisted in poison girdling all non-timber trees with dbh  $\geq 50$  cm. This process was completed by cutting all lianas in the entire plot. The M'Baïki experimental site thus gives us a way to observe the demographic processes across a wide range of disturbance, from undisturbed forest (unlogged plots) to highly disturbed forest (logged + thinned plots).

## C.2.2 Population growth model

We used the Usher model ([Usher, 1966, 1969](#)), a matrix model for size-structured populations, to describe forest dynamics. In this section, we focus on a specific population labelled  $s$ . Time is discrete and dbh is discretized into  $I$  diameter classes. To limit the bias that may result from matrix modelling ([Shimatani et al., 2007](#); [Picard et al., 2010](#); [Zuidema et al., 2010](#)), we used very thin dbh classes, with a width of 1 cm. Starting from 10 cm dbh, there were  $I = 220$  classes, with the last class gathering all the trees with dbh  $\geq 230$  cm. To meet the Usher assumption that between  $t$  and  $t + 1$ , a tree can either stay in the same class, move up to the next class, or die (moving backwards or moving up by more than one class are not allowed), the time interval of the model had to be adjusted to the class width. This was achieved with a short time step of  $\tau = 0.1$  year. The Usher model describes the temporal changes of the diameter distribution of a tree population by the vector of its number of trees  $\mathbf{N}_s(t) = (N_{si}(t))_{i=1,\dots,I}$ , where  $N_{si}(t)$  is the number of trees in the diameter class  $i$  at time  $t$ . This temporal change is defined between time  $t$  and  $t + 1$  by the recurrence relation

$$\mathbf{N}_s(t + 1) = \mathbf{A}_s(t) \mathbf{N}_s(t) + \mathbf{R}_s(t) \quad (\text{C.1})$$

where  $\mathbf{A}_s(t)$  is the Usher  $I \times I$  transition matrix for population  $s$ ,

$$\mathbf{A}_s(t) = \begin{pmatrix} p_{s1}(t) & 0 & \dots & 0 \\ q_{s2}(t) & p_{s2}(t) & & 0 \\ & \ddots & \ddots & \\ 0 & & q_{sI}(t) & p_{sI}(t) \end{pmatrix} \quad (\text{C.2})$$

and  $\mathbf{R}_s(t)$  is the  $I$ -vector of recruitment for population  $s$  :

$$\mathbf{R}_s(t) = \begin{pmatrix} r_s(t) \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} \quad (\text{C.3})$$

Transition parameters consist of the stasis rate  $p_{si}(t)$  that gives the probability for a tree in diameter class  $i$  at time  $t$  to stay alive in its diameter class, of the upgrowth rate  $q_{s,i+1}(t)$  that gives the probability for a tree in diameter class  $i$  at time  $t$  to move up to diameter class  $i+1$  and to stay alive, and of the recruitment flow  $r_s(t)$  that gives the number of newly recruited trees in the first diameter class at time  $t$ . Transition parameters can be reparameterized as

$$\begin{aligned} q_{s,i+1}(t) &= q_{s,i+1}^\bullet(t) \times (1 - m_{si}(t)) \\ p_{si}(t) &= 1 - m_{si}(t) - q_{s,i+1}(t) \end{aligned} \quad (\text{C.4})$$

and  $q_{s,I+1}(t) \equiv 0$ , where  $q_{s,i+1}^\bullet(t)$  is the conditional probability for a tree in diameter class  $i$  at time  $t$  to move up to diameter class  $i+1$  knowing that it stays alive, and  $m_{si}(t)$  is the probability for a tree in diameter class  $i$  to die between  $t$  and  $t+1$ . Recruitment is additive rather than proportional to the number of trees in each diameter class. This means that the recruitment flow does not follow from the population alone, but also consists of an external inflow coming from the surrounding community. This additive recruitment was adapted to the case of M'Baïki, where the observed plots are a sample of the whole forest.

A specificity of this matrix model is that the transition matrix  $\mathbf{A}_s(t)$  and the recruitment vector  $\mathbf{R}_s(t)$  are non-autonomous functions of time  $t$ . This contrasts with standard matrix models in forestry that are stationary. The explicit time-dependence was introduced to model the environmental dependence on climate.

### C.2.3 Climate model

To assess the impact of a change in rainfall regime on stand dynamics, we simulated three climate scenarios : a 'dry' scenario, a 'wet' scenario, and a 'no change' scenario. For each scenario, we computed for each time step  $t$  three drought indices : the length of the dry season (number of months with rainfall  $< 100$  mm, LDS), the average rainfall during the dry season (mm, RDS), and the annual average soil water content (mm, MSW). To simulate consistent climate scenarios, these three indices must be related. First, we simulated the number of dry months as a random variable with a truncated normal distribution. Truncation was between 0 and 8 dry months. The mean number of dry months was a step function of time with a regular 1-month increase every 20 years from 2020 ('dry' scenario), a regular 1-month decrease every 20 years from 2020 ('wet' scenario), or no change with respect to the observed mean number of dry months that is equal to 4.1 months ('no change' scenario) (Figure C.1(b)). The standard deviation of the number of dry months was always equal to the observed one, that is 1.08 months.

Second, the average rainfall during dry season was computed from the simulated value of number of



dry months using :  $RDS(t) = 2.417 + 7.625 LDS(t)$ . This empirical relationship between RDS and LDS was built using meteorological data from 1981 to 2008 ( $n = 21$ ,  $R^2 = 0.3$ ).

Finally, the annual average soil water content was computed from the simulated value of the number of dry months (Figure C.1(c)), using a separate linear regression between these two indices for each soil type :  $MSW(t) = 102.65 - 2.67LDS(t)$  for deep soils ( $n = 20$ ,  $R^2 = 0.16$ ), and  $MSW(t) = 54.798 - 1.909LDS(t)$  for deep gravelly soils ( $n = 20$ ,  $R^2 = 0.21$ ). The value of MSW for a given subplot was finally computed as a weighted mean of the values of MSW for each soil type, using the proportions of each soil type in the subplot as weights. The three drought indices were computed for each year, and were considered constant within a year.

## C.2.4 Modelling environmental dependence

The transition rates of the matrix model were predicted from environmental variables. The predictors for growth and mortality processes were the median dbh of the classes (cm,  $D_i$ ), the three drought indices previously defined, and two plot-level variables assessing competition for light. These two competition indices were stand basal area ( $m^2 ha^{-1}$ , BAst) and stand density (number of trees  $ha^{-1}$ , Dst). For the recruitment, predictors were BAst, Dst, LDS and RDS.

Stand basal area and stand density were computed on square 1 ha subplots ( $100 m \times 100 m$ ) obtained as a subdivision of the initial 4 ha plots into four squares. This spatial unit was used because the environment was more homogeneous at this scale. These two competition indices were computed from the vector of the number of trees as :  $Bast(t) = c_B \times \sum_s \mathbf{B} \mathbf{N}_s(t)$  and  $Dst(t) = c_D \times \sum_s \mathbf{1}' \mathbf{N}_s(t)$ , where  $\mathbf{B} = (\frac{\pi}{4} D_i^2)_{i=1 \dots I}$  is the vector giving the mean basal area of each class,  $\mathbf{1}$  is the vector of length  $I$  full of ones, prime denotes the transpose operator, and  $c_B$  and  $c_D$  are two constant correction factors that will be defined in section C.2.5. As a consequence, the recurrence equation (C.1) defined a non-linear density-dependent dynamical system.

## Predicting growth

We used the regression estimator, based on the regression of diameter increment with respect to diameter, to estimate the upgrowth transition rate  $q_{s,i+1}^\bullet(t)$ . The general expression of the upgrowth transition rate estimator in continuous approach was specified by Rogers-Bennett and Rogers (2006), and a more formal mathematical expression was specified by Zetlaoui (2006) and Picard et al. (2008). This estimator is based on  $a_{si}(t)$ , considered as the “typical” dbh growth rate of a tree in class  $i$  at time  $t$ . Let  $u_i$  and  $u_{i+1}$  be the limits of class  $i$ . All trees with diameter ranging from  $u_{i+1} - a_{si}(t) \tau$  to  $u_{i+1}$  will grow up to the next class, whereas those trees with a diameter ranging from  $u_i$  to  $u_{i+1} - a_{si}(t) \tau$  will remain in the same class. The proportion of trees that grow up to the next can thus be computed as

$$q_{s,i+1}^\bullet = \frac{a_{si}(t) \tau}{d_i} \quad (C.5)$$

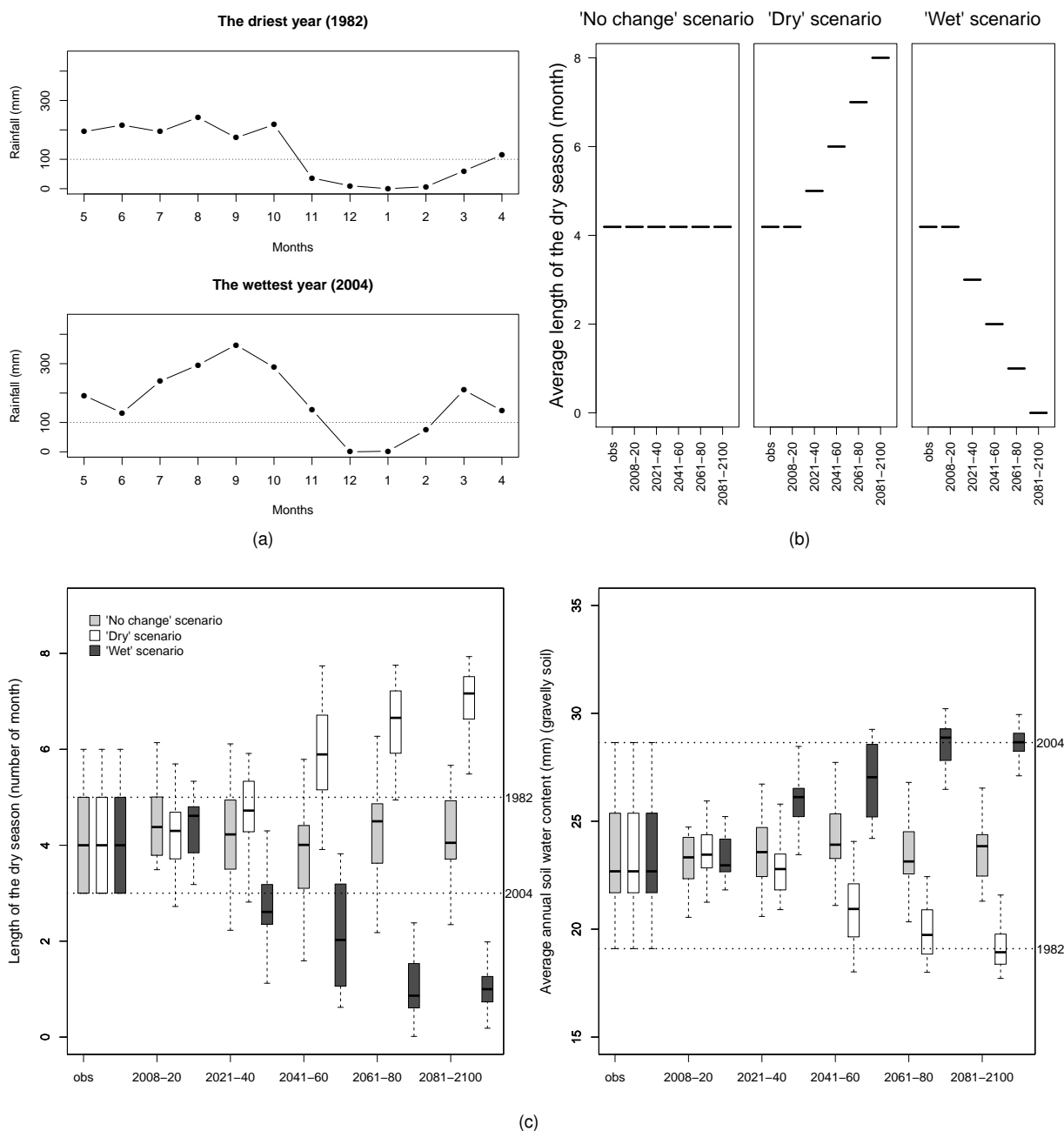


FIGURE C.1 – Observed and simulated climate at M'Baiki. (a) Monthly rainfall patterns of the driest (1982) and the wettest year (2004) observed at the study site. (b) Expected number of dry months (LDS) for each simulated climate scenario as a function of time. (c) Distribution of the simulated LDS in each period of 20 years for each climate scenario. (d) Distribution of the simulated MSW in each period of 20 years for each climate scenario. Dotted horizontal lines indicate the observed values for the driest and wettest years.

where  $a_{si}(t)$  is the predicted “typical” growth rate of a tree in diameter class  $i$ , and  $d_i = u_{i+1} - u_i$  is the width of diameter class  $i$ . The typical dbh growth rate was predicted as :

$$a_{si}(t) = \beta_{s0} + \beta_{s1}D_i + \beta_{s2}\text{BAst}(t) + \beta_{s3}\text{Dst}(t) + \beta_{s4}\text{RDS}(t) + \beta_{s5}\text{LDS}(t) + \beta_{s6}\text{MSW}(t) \quad (\text{C.6})$$

where the  $\beta_{si}$ 's are population-specific coefficients to be estimated from data.

### Predicting mortality

The probability  $m_{si}(t)$  that a tree in diameter class  $i$  died at time  $t$  was computed as :

$$m_{si}(t) = \text{logit}^{-1}[\gamma_{s0} + \gamma_{s1}D_i + \gamma_{s2}\text{BAst}(t) + \gamma_{s3}\text{Dst}(t) + \gamma_{s4}\text{RDS}(t) + \gamma_{s5}\text{LDS}(t) + \gamma_{s6}\text{MSW}(t)] \times \tau \quad (\text{C.7})$$

where  $\text{logit}^{-1}(x) = (1 + \exp(-x))^{-1}$  is the inverse logit function,  $D_i$  is the median diameter of class  $i$ , and the  $\gamma_{si}$ 's are population-specific coefficients to be estimated from data.

### Predicting recruitment

The number of recruits  $r_s(t)$  recruited at time  $t$  in the first diameter class was computed as :

$$r_s(t) = \exp[\alpha_{s0} + \alpha_{s1}\text{BAst}(t) + \alpha_{s2}\text{Dst}(t) + \alpha_{s3}\text{RDS}(t) + \alpha_{s4}\text{LDS}(t)] \times \tau \times c_s \quad (\text{C.8})$$

where  $\tau = 0.1$  year is the time step of the matrix model,  $c_s$  is a constant correction factor that will be defined in section C.2.5, and the  $\alpha_{si}$ 's are population-specific coefficients to be estimated from data.

## C.2.5 Species diversity and parameter estimation

So far, we have considered a single population. We now consider the whole stand, with as many populations as there are species. Because there is a lot of species with very few individuals, the parameters  $\alpha_{si}$ ,  $\beta_{si}$  and  $\gamma_{si}$  cannot be estimated for all the species of the stand. Thus we grouped species with common behaviour for growth, mortality, and recruitment, so that species in the same groups have the same estimated parameters.

Three species classifications were defined : one based on the species growth response, another one based on the species recruitment response, and the third one based on the species mortality response to the predictors defined in section C.2.4. We developed a method to simultaneously (i) estimate the parameters  $\alpha_{si}$ ,  $\beta_{si}$ , and  $\gamma_{si}$  of equations (C.6)–(C.8) for each species group, (ii) classify species according to the species response to the predictors, and (iii) select for each species group the significant predictors. We used a finite mixture of generalized linear models to classify species into groups and estimate the parameters, and a lasso penalization to select the predictors for each group. For recruitment, a finite mixture of Poisson regressions was used ; for mortality, a finite mixture of logistic regressions was used ; and for growth, a finite mixture of linear regressions was used. Statistical details on model fitting are

Tableau C.1 – Coefficients of the equations (C.6), (C.7) and (C.8) used to predict growth, mortality, and recruitment rates, respectively. The predictors were tree diameter ( $D_i$ ), stand basal area (BAst), stand density (Dst), rainfall during the dry season (RLS), length of the dry season (LDS) and average annual soil water content (MSW). A null value indicates that the corresponding predictor was not selected.

	Corresponding predictor						
	$D_i$	Bast	Dst	RDS	LDS	MSW	
Parameters estimates to predict $a_{si}(t)$							
Species group	$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_2$	$\beta_3$	$\beta_4$	$\beta_5$	$\beta_6$
$G_1R_yM_z$	1.086	0	-0.362	0	0.034	0.148	0.072
$G_2R_yM_z$	0.654	0.045	-0.145	-0.019	-0.034	0.103	0.009
$G_3R_yM_z$	0.384	0.043	-0.082	0	-0.018	0.081	-0.007
$G_4R_yM_z$	0.282	0.026	-0.062	-0.007	-0.018	0.054	0
$G_5R_yM_z$	0.262	0.091	-0.071	-0.025	0.005	0.049	0.009
$G_6R_yM_z$	0.265	0.159	-0.056	0	-0.007	0.049	0.008
$G_7R_yM_z$	0.193	0	-0.047	-0.029	0	0.028	0.021
$G_8R_yM_z$	0.171	0.065	-0.038	-0.008	-0.005	0.022	0
$G_9R_yM_z$	0.093	0.009	-0.024	-0.012	0	0.013	0
Parameters estimates to predict $m_{si}(t)$							
Species group	$\gamma_0$	$\gamma_1$	$\gamma_2$	$\gamma_3$	$\gamma_4$	$\gamma_5$	$\gamma_6$
$G_xR_yM_1$	-3.573	-0.027	0.072	-0.001	0.004	-0.069	-0.001
$G_xR_yM_2$	-6.663	0.010	0.060	-0.001	0.007	-0.123	-0.004
$G_xR_yM_3$	-7.551	0.009	0.070	0.003	0.012	-0.488	-0.001
Parameters estimates to predict $r_s(t)$							
Species group	$\alpha_0$	$\alpha_1$	$\alpha_2$	$\alpha_3$	$\alpha_4$		
$G_xR_1M_z$	9.051	-0.053	-0.013	0	0		
$G_xR_2M_z$	-0.253	-0.008	-0.002	0.014	-0.233		
$G_xR_3M_z$	-1.070	-0.021	-0.002	0.014	-0.266		
$G_xR_4M_z$	-1.617	-0.039	-0.002	0.013	-0.440		
$G_xR_5M_z$	-0.713	-0.025	0.001	0.006	-0.113		

documented elsewhere <sup>1</sup>.

Nine species groups were found for growth, three for mortality, and five for recruitment. Crossing these classifications gives  $9 \times 3 \times 5 = 135$  combinations of groups, among which 54 combinations were actually represented by at least one species. These combinations were named  $G_xR_yM_z$ , with  $1 \leq x \leq 9$ ,  $1 \leq y \leq 5$ , and  $1 \leq z \leq 3$ . Parameters of equations (C.6)–(C.8) were estimated for the 54 combinations of groups using the 40 ha subplots, and are given in Table C.1.

Because each of the five recruitment groups contributes to several combinations of groups, the number of recruits  $r_y(t)$  for recruitment group  $y$  must be distributed between the combinations  $G_xR_yM_z$ . The estimated number of recruits for the combination  $G_xR_yM_z$  was computed as :  $\rho_{xyz} r_y(t)$ , where  $\rho_{xyz}$  is the ratio between the total number of alive trees in combination  $G_xR_yM_z$  and the total number of alive trees in recruitment group  $y$  :  $\rho_{xyz} = N_{xyz} / \sum_{y'} \sum_{z'} N_{xy'z'}$ , where  $N_{xyz}$  is the total number of trees in combination  $G_xR_yM_z$  (so that  $\sum_x \sum_z \rho_{xyz} = 1$  for all  $y$ ). These ratios were computed once for all, using the 1998 to 2008 census on the 40 ha.

1. See appendix S3 in annexe B

### Correction for unclassified species

Because of too few observations, 26 species among the 239 species present at M'Baïki were not classified in any of the groups by the algorithm used for model fitting. These 26 species were disregarded in the matrix model. However, it was necessary to account for these unclassified species when computing the stand basal area ( $B_{ast}(t)$ ) and the stand density ( $D_{st}(t)$ ). Otherwise these two competition indices would be underestimated. Hence, constant correction factors  $c_B$  and  $c_D$  were applied to  $B_{ast}(t)$  and  $D_{st}(t)$ , respectively, when these indices were computed from classified species only. Factor  $c_B$  was computed as the ratio of the total stand basal area in 1992 over the cumulated basal area of classified species in 1992 ( $c_B = 1.0081 \pm 0.0114$ ). Factor  $c_D$  was computed as the ratio of the total number of trees in 1992 over the cumulated number of trees of classified species in 1992 ( $c_D = 1.0055 \pm 0.0029$ ).

### Correction for the combining bias

Equations (C.6), (C.7) and (C.8) were separately fitted for growth, mortality, and recruitment, respectively. This ensures an optimal fit for each dynamic component separately. However, because growth, mortality, and recruitment are non-linearly combined into the matrix model, this fitting method does not ensure an optimal fit at the matrix model level. Combining equations fitted separately most often (if not always) induces a prediction bias at the population level, that we here call the combining bias. Although scarcely documented in the scientific literature, the combining bias is well-known by forest modellers, and occurs in all types of forest dynamics models (matrix models, as well as individual-based models). It is usually addressed by *a posteriori* tuning some coefficients (see Favrichon, 1998, for an example where mortality rates are *a posteriori* tuned).

In our matrix model, the combining bias consisted of an underestimation of the recruitment rates, and of an overestimation of the mortality rates. We *a posteriori* corrected the number of recruits using a constant ratio  $c_s$  of the average predicted number of recruits over the observed number of recruits from 2003 to 2008. The  $c_s$  ratios varied from 1 to 71.17. We did not correct the mortality rates.

## C.2.6 Analysis of the model's predictions

The future climate in each scenario was simulated once and, conditionally on this climate outcome, we simulated the stand dynamics of eight 1-ha unlogged subplots located in the Boukoko forest. These eight simulations will be used as replicates of the dynamics of a typical 1-ha unlogged subplot. Simulations started in 1992, when all species were identified, and finished in 2100. We used the observed climate for the 1992–2008 period, and the simulated climate for the 2008–2100 period. For each of the 54 combinations of species groups, we computed four output variables in 2092 : (1) the ratio between the basal area in the 'dry' scenario and the basal area in the 'no change' scenario, (2) the ratio between the basal area in the 'wet' scenario and the basal area in the 'no change' scenario, (3) the ratio between the density in the 'dry' scenario and the density in the 'no change' scenario, and (4) the ratio between the density in the 'wet' scenario and the density in the 'no change' scenario. A ratio  $> 1$  indicates a higher basal area or density

in the dry or wet scenario than in the 'no change' scenario (and the opposite for a ratio  $< 1$ ).

A principal component analysis (PCA) of the  $54 \times 4$  table giving the four ratios for each combination of species groups was used to order the 54 combinations of groups. The PCA was complemented with a hierarchical cluster analysis using the Euclidean distance between combinations of groups, and Ward' method for clustering. This defined clusters of combinations of species groups. Because combinations of species groups are composed of species, these clusters basically define clusters of species. These species clusters were finally characterized by two species traits : light requirement type, and leaf phenology. One of three light requirement types was assigned to each species, using Hawthorne (1995)'s typology complemented by expert knowledge (J.-L. Doucet, personal communication) : pioneer (P), non pioneer light demander (NPLD), or shade bearer (SB).

All analyses and simulations were made using R software (R Development Core Team, 2005).

## C.3 Results

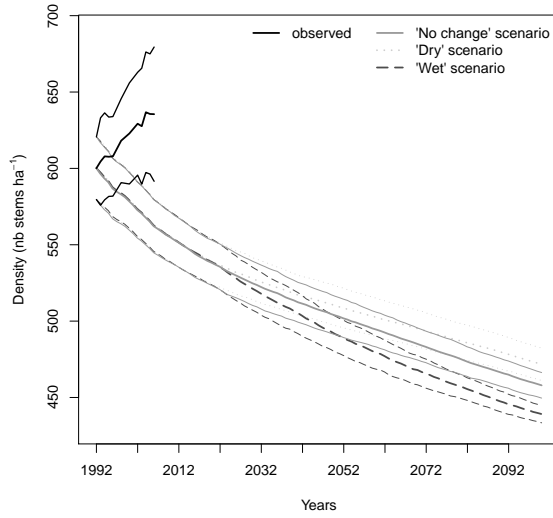
### C.3.1 Stand dynamics

The stand density predicted by the three scenario decreased from 1992 to 2100, whereas the observed density increased (Figure C.2(a)). There was significant difference between the mean observed and predicted stand densities in 2006 ( $635 \pm 44$  and  $562 \pm 17$  trees  $\text{ha}^{-1}$  for observed and predicted density, respectively ; One sample t-test, p-value  $< 0.001$ ). The underestimated predicted stand density indicates a deficit in recruited trees and/or an excess of dead trees. This gap seems to follow from an insufficient correction of the combining bias, because the same pattern of density changes was observed for the three climate scenarios. Nevertheless, in 2092 the stand density as predicted by the 'dry' and 'no change' scenarios was higher than that predicted by the 'wet' scenario.

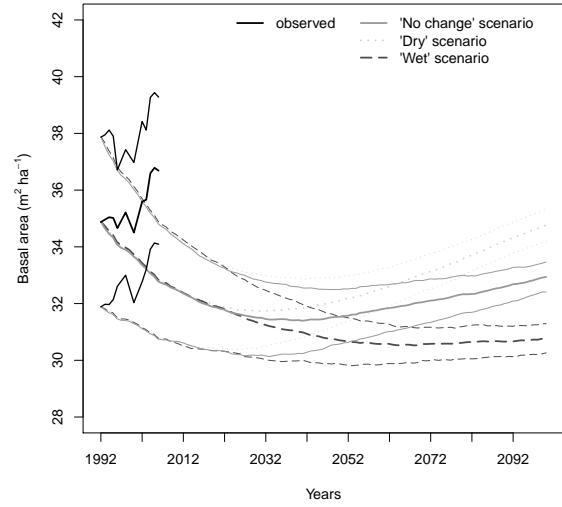
The stand basal area predicted by the three climate scenarios initially decreased (from 1992 to 2022) whereas the observed basal area increased (Figure C.2(b)). There was a significant difference between the mean observed and predicted basal areas in 2006 ( $36.7 \pm 2.6$  and  $32.8 \pm 2$   $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$  for observed and predicted basal area, respectively ; One sample t-test, p-value  $< 0.001$ ). As for stand density, the predicted basal area was underestimated by the model. For all climate scenarios, the standard deviation of predictions decreased with time, indicating the convergence of the model to a unique stand state for a 1-ha subplot. Because the eight replicates used to assess the distribution of predictions corresponded to eight initial subplots, while climate was the same for all simulations within a given scenario, this convergence basically means that the state of the forest converges towards a state that is independent of the initial conditions.

After 2022, the basal area as predicted by the 'no change' scenario remained stable and then slightly increased. In the 'wet' scenario, the basal area still decreased and then remained stable, and in the 'dry' scenario the basal area increased. After 2092, the 'dry' scenario led to a higher stand basal area than the 'no change' scenario, whereas the 'wet' scenario led to a lower basal area than the 'no change' scenario.

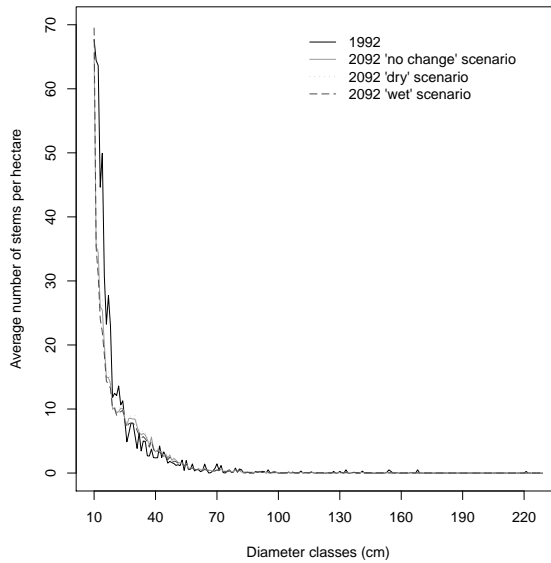
After 2092, the predicted number of trees in the first diameter class (10–20 cm) was lower for all three



(a)



(b)



(c)

FIGURE C.2 – Observed and predicted stand-level characteristics at M'Baïki, CAR : (a) tree density (number of stems  $\text{ha}^{-1}$ ) in years 1992–2100, (b) basal area ( $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ ) in years 1992–2100, and (c) observed diameter distribution in 1992 and predicted diameter distribution in 2092. The black solid lines correspond to observations ; the grey solid lines correspond to predictions under the 'no change' climate scenario ; the grey dotted lines correspond to predictions under the 'dry' scenario ; and the grey dashed lines correspond to predictions under the 'wet' scenario. In (a) and (b), there are three lines for each modality : the central line corresponds to the mean, whereas the upper and lower lines correspond to the mean plus or minus the standard deviation, respectively, where the mean and the standard deviation were computed using 8 replicates corresponding to 8 initial conditions.

climate scenarios than the observed number of trees in this class in 1992 (Figure C.2(c)). On the contrary, the predicted number of trees in the third diameter class (30–40 cm) was greater for all three climate scenarios than the observed number of trees in this class in 1992. For the other dbh classes, there was no difference between the predictions for all three climate scenarios in 2092 and the observations in 1992.

### C.3.2 Species response to climate change

Only one combination of species groups ( $G_1R_1M_1$ ), that actually consisted of a single species (*Musanga cecropioides* R.Br.), had a higher density in 2092 than in 1992, for all three climate scenarios (Figure C.3(a)). This means that recruited trees mainly belonged to this combination, which is consistent with the typical pioneer behaviour of *M. cecropioides*. The other combinations of groups had densities in 2092 that were equal to or lower than their initial densities. Regarding basal area, 10 combinations of groups showed an increased basal area after 100 years in all three scenarios (Figure C.3(b), arrows).

The first axis of the PCA on basal area and density ratios represented 90% of the total inertia. This first axis ordered the 54 combinations of groups along a drought gradient (Figure C.4(a)). The cluster analysis identified three clusters of combinations, in relation with their response to a change in rainfall regime. The first cluster gathered 21 drought tolerant combinations of groups, with a higher (lower, resp.) density and basal area when dry season length increased (decreased, resp.). The second cluster gathered 25 insensitive to drought combinations of groups, with the same basal area and density irrespective of the dry season length (no response to drought). The third cluster gathered 8 drought sensitive combinations of groups, with a lower (higher, resp.) density and basal area when dry season length increased (decreased, resp.). The drought tolerant combinations of groups were either abundant or rare in the stand in 1992, whereas the drought sensitive groups were rare in 1992 (Figure C.3(a)).

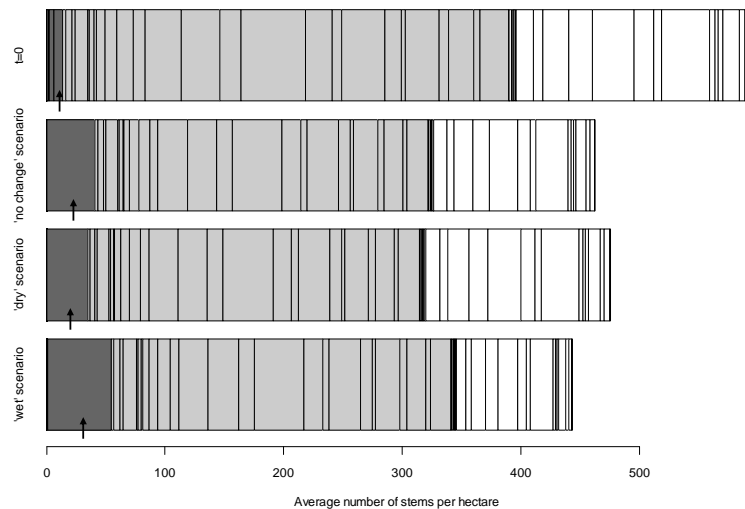
The main dynamics process driving the species response to drought seems to be mortality : combinations  $G_xR_yM_1$  based on mortality group 1 were almost all drought sensitive, whereas combinations  $G_xR_yM_3$  based on mortality group 3 were all drought tolerant (Figure C.4(b)). Moreover, the species drought tolerance was significantly associated to the species light requirement type ( $\chi^2$  test,  $X^2 = 22.23$ , p-value = 0.0002) : the drought sensitive cluster contained only pioneer species (Table C.2). The species drought tolerance was also significantly associated to the species leaf phenology ( $\chi^2$  test,  $X^2 = 5.3$ , p-value = 0.07) : the drought tolerant cluster contained more evergreen species than expected under the independence hypothesis.

## C.4 Discussion

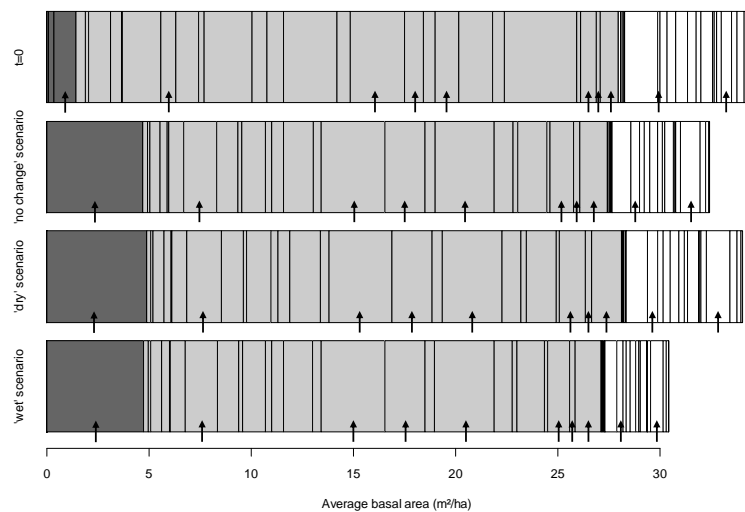
### C.4.1 Drought tolerance filters species in response to climate change

A transition matrix model was defined to predict the impact of climate change on a tropical rainforest in central Africa, using three contrasted climate scenarios. The main, and actually quite unexpected, output of this model is that the drier scenario brought a slightly higher stand-level basal area after 100 years than





(a)

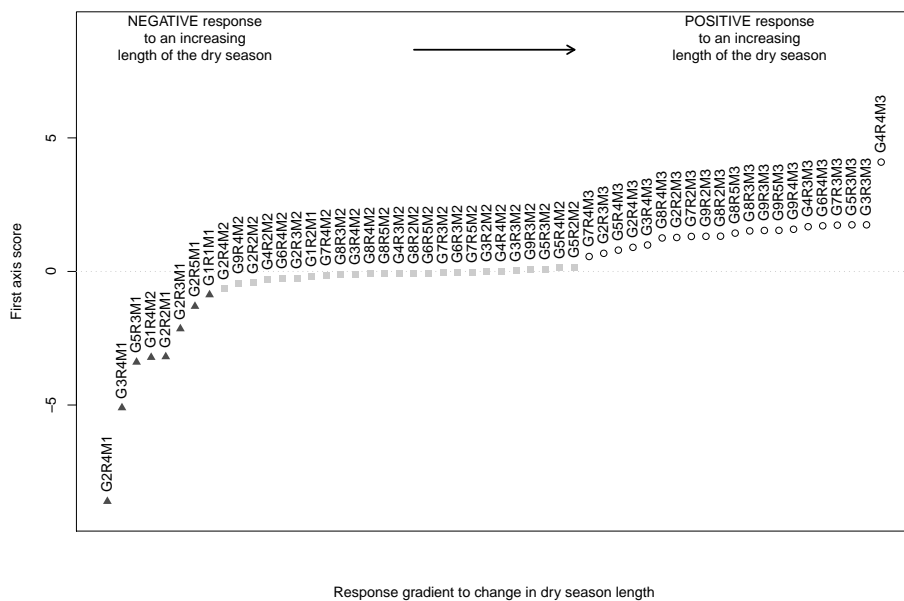


(b)

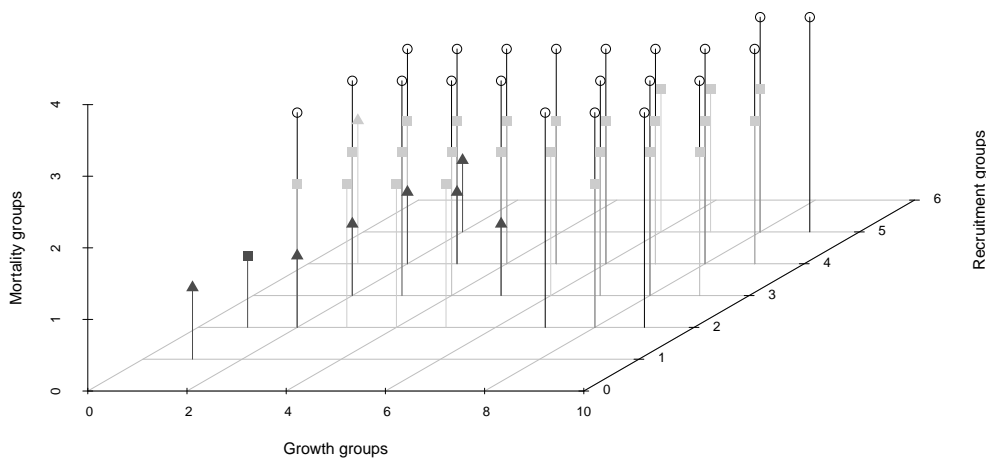
FIGURE C.3 – Average density (a) and basal area (b) of the 54 combinations of groups in the eight 1-ha unlogged subplots in 1992 and in 2092 as predicted by the three climate scenarios. Drought sensitive combinations of groups are in dark grey, combinations with no response to drought are in light grey, and drought tolerant combinations are in white. Arrows indicate an increase in density or basal area through time in all scenarios.

Tableau C.2 – Contingency tables that cross-tabulate species according to their drought response, and (a) their light requirement type (P : pioneer, NPLD : non pioneer light demander, SB : shade-bearer), or (b) their leaf phenology (Dec : deciduous, Ever : evergreen). NA indicates a non available information for the species. The total number of species by drought response is also indicated (c)

Drought response	(a) Light requirement				(b) Leaf phenology			(c) Nb species
	P	NPLD	SB	NA	Dec	Ever	NA	
Drought sensitive	7	0	0	2	1	4	4	9
Insensitive	31	38	56	19	49	64	31	144
Drought tolerant	14	8	28	10	10	31	19	60



(a)



(b)

FIGURE C.4 – (a) Ordering of the 54 species groups along the drought response gradient corresponding to the first axis of the PCA. Drought sensitive groups are represented by dark grey triangles, groups with no response to drought by light grey squares, and drought tolerant groups by white points. (b) Projection of the 54 combinations of groups  $G_x R_y M_z$  in the three-dimensional space  $(x, y, z)$  formed by the index  $x$  of growth groups, the index  $y$  of recruitment groups, and the index  $z$  of mortality groups. Colors dark grey, light grey, and white represent here mortality groups 1, 2, and 3, respectively; and triangles, squares, and points represent groups that were drought sensitive, insensitive to drought, and drought tolerant, respectively.

the 'no change' scenario. For stand density, there was no difference between the 'dry' and the 'no change' scenario. The higher stand basal area observed when dry season length increased can be explained by a higher proportion of trees that are drought tolerant in the stand. Indeed, species combinations of groups were distributed along a gradient of dynamics response to drought, with at one side 21 species combinations with positive response to drought (drought tolerant), and at the opposite side 8 species combinations with negative response to drought (drought sensitive combinations). Because initially most of the species groups were insensitive to drought or drought tolerant, the overall impact of drought at the stand level was positive. This predicted climate-induced change of species composition with drought tolerance acting as a filter is consistent with observed changes in species composition (Enquist and Enquist, 2011; Feeley et al., 2011).

Drought sensitive combinations of species groups at M'Baïki mainly consisted of pioneer species. This result is in agreement with the findings of Condit et al. (1996) in Barro Colorado Island. Following the severe El Niño drought event in 1983, Condit et al. (1996) found that pioneer species declined in abundance more often than other species types. Moreover, Condit et al. (1996) did not find any significant relationship between deciduousness and population response to drought, which is consistent with our results but contrasts with those of Enquist and Enquist (2011). Initially, drought sensitive combinations constituted a small fraction of the forest stand at M'Baïki because the unlogged plots at M'Baïki were representative of an undisturbed forest with few pioneers. Hence, a prediction that we can make on the basis of these findings is that disturbed forests, with a higher proportion of pioneer (and thus drought sensitive) species, will be more sensitive to drought than undisturbed forests.

The high proportion of trees belonging to drought tolerant species in the M'Baïki forest can first be explained by an adaptation to local conditions. The M'Baïki forest is at the northern limit of the central equatorial African block of rainforest (Boulvert, 1986). Assuming that this limit is primarily shaped by the rainfall pattern, this means that M'Baïki is already representative of the driest conditions for tropical African rainforests. Trees at M'Baïki have experienced for a long time a pronounced dry season of almost 4 months, so that the majority of the trees might belong to species which have adaptation mechanisms to survive and grow under dry conditions (Enquist and Enquist, 2011). This may explain why the predicted positive impact of the drier climate was limited even though the simulated change in the number of dry months was marked (from 4.1 to 8 dry months on average, Fig.C.1(b)) (Williamson et al., 2000). Hence, although the matrix model predicts a limited impact of climate change on the forest at M'Baïki, nothing ensures that this is a valid conclusion for the bulk of the Congo basin. Moreover, this conclusion contrasts with the predictions of dynamic vegetation models that predict biome transitions at the edges of current African biomes (Hély et al., 2006; Delire et al., 2008; Scheiter and Higgins, 2009).

The species response to drought seemed to be driven by the mortality (or survival) process. Indeed, the ordering of species combinations along the growth gradient matched the species classification according to the mortality process. Drought tolerant combinations all belonged to the third mortality group, that strongly responded to the LDS variable (compare the value of  $\gamma_5$  for group 3 to the other  $\gamma_{si}$  coefficients in Table C.1). This is consistent with the drought induced mortality found in other forests (Williamson et al., 2000;

Laurance et al., 2001; Condit et al., 2004). However, due to limitations in the available meteorological data, the climate indices that we used were mainly based on the characteristics of the dry season. Using other climate indices such as night-time temperature may provide additional insight into the forest response to climate (Clark et al., 2010).

## C.4.2 Matrix models for climate-induced forest changes

Forecasting the impact of climate change on forests is a newly emerging field of application for matrix modelling (Liang et al., in press). When compared to habitat models, matrix models have the advantage to explicitly account for tree demography. Matrix models are thus able to model transient dynamics, or delayed population response to climate because of surviving individuals. When compared to individual-based models such as gap models, the question basically is a trade-off between the desired level of description and the cost of processing a lot of information. Both individual-based models and matrix models are able to model transient climate-induced changes based on demography, but the latter rely on a coarser level of description of populations than the former (Grimm, 1999). When comparing predictions from individual-based models and predictions from matrix models, no relevant gap is generally found (Gourlet-Fleury et al., 2005; Kokkila et al., 2006; Sable and Rose, 2008); Occam's razor then favours the more parsimonious matrix models.

In the present case, we used very thin dbh classes, with a correspondingly short time step. This means that the predictions of the matrix model are not much different from the predictions that would be obtained with a continuous dbh distribution, like partial differential equations or integral projection models (Picard et al., 2010; Zuidema et al., 2010). Moreover, equations (C.6), (C.7) and (C.8) for growth, mortality and recruitment, respectively, can equally be applied to individual trees or to populations. The fitting of these equations to estimate the coefficients  $\alpha_{si}$ ,  $\beta_{si}$ , and  $\gamma_{si}$  was actually based on individual tree data. Using these equations, we could readily shift from matrix modelling to individual-based modelling, partial differential equations, or integral projection models. This shows that the discrepancy between these different types of models is more formal than irreducible.

The present modelling of the impact of climate could be improved in several ways. First, the climate variability could be taken into account. Presently, a single outcome of the future climate was simulated for each climate scenario. The variability in model's predictions followed from different initial conditions in eight initial subplots. As these eight subplots had different soil types, and as the soil water content depended on soil type, the climate impact was not exactly the same in the eight subplots. However, the variability in model's predictions reflected a spatial variability of the environment. By simulating several climate outcomes for each scenario, it would be possible to complement this environmental variability with a climate variability.

Second, the climate change itself could be simulated differently. The present climate scenarios corresponded to a trend (either decreasing, increasing, or no change) in the average length of the dry season. The standard deviation of the dry season length was assumed to remain the same. However, the future climate in central Africa can possibly correspond to more frequent and severe drought events, without any

change in the average level of rainfall. This could be simulated by increasing the stand deviation of the dry season length with time, while keeping the same mean dry season length. Changing the standard deviation of the dry season length rather than its mean will change the pattern of the forest response. In any case, the matrix model is a useful tool to explore these patterns of climate-induced changes.

## References

- Bedel, F., Durrieu de Madron, L., Dupuy, B., Favrichon, V., Maître, H. F., Bar-Hen, A., and Narboni, P. (1998). *Dynamique de croissance dans les peuplements exploités et éclaircis de forêt dense africaine : dispositif de M'Baïki en République Centrafricaine (1982-1995)*. Number 1 in Forafri. CIRAD-Forêt, Montpellier, France.
- Boulvert, Y. (1986). *République Centrafricaine : carte phytogéographique à 1 : 1 000 000*. Number 104 in Notice explicative. ORSTOM, Paris, France.
- Buongiorno, J. and Gilles, J. K. (2003). *Decision Methods for Forest Resource Management*. Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.
- Bush, M. B., Flenley, J. R., and Gosling, W. D., editors (2011). *Tropical Rainforest Responses to Climatic Change*, Berlin. Springer-Verlag.
- Cao, M., Zhang, Q., and Shugart, H. H. (2001). Dynamic responses of African ecosystem carbon cycling to climate change. *Climate Research*, 17(2) :183–193.
- Caswell, H. (2001). *Matrix Population Models : Construction, Analysis and Interpretation*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 2 edition.
- Ceccato, P., Bango, E., Ngouanze, F., and Damio, T. (1992). Annexe 1 : Étude pédologique des parcelles d'expérimentation des forêts de Boukoko et La Lolé (M'Baïki) (République centrafricaine).
- Chambers, J. Q. and Silver, W. L. (2004). Some aspects of ecophysiological and biogeochemical responses of tropical forests to atmospheric change. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 359(1443) :463–476.
- Clark, D. A. (2004). Sources or sinks ? the responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 359(1443) :477–491.
- Clark, D. A. and Clark, D. B. (2011). Assessing tropical forests' climatic sensitivities with long-term data. *Biotropica*, 43(1) :31–40.
- Clark, D. B., Clark, D. A., and Oberbauer, S. F. (2010). Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology*, 16 :747–759.
- Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Perez, R., Lao, S., Angehr, G., Hubbell, S. P., and Foster, R. B. (2004). Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Niño dry season. *Journal of Tropical Ecology*, 20(1) :51–72.
- Condit, R., Hubbell, S. P., and Foster, R. B. (1996). Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science*, 7(3) :405–416.

- Debroux, L. (1998). *L'aménagement des forêts tropicales fondé sur la gestion des populations d'arbres : l'exemple du moabi (Baillonella toxisperma Pierre) dans la forêt du Dja, Cameroun*. Thèse de doctorat, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Gembloux, Belgique.
- Delire, C., Ngomanda, A., and Jolly, D. (2008). Possible impacts of 21st century climate on vegetation in Central and West Africa. *Global and Planetary Change*, 64(1-2) :3–15.
- Di Traglia, M., Attorre, F., Francesconi, F., Valenti, R., and Vitale, M. (2011). Is cellular automata algorithm able to predict the future dynamical shifts of tree species in Italy under climate change scenarios ? a methodological approach. *Ecological Modelling*, 222(4) :925–934.
- Eba'a Atyi, R. (2000). *TROPFOMS : a decision support model for sustainable management of South-Cameroon's rain forests*. PhD thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands. Also published as Tropenbos-Cameroon Series 2. The Tropenbos-Cameroon Programme, Kribi, Cameroon.
- Elenga, H., Maley, J., Vincens, A., and Farrera, I. (2004). Palaeoenvironments, palaeoclimates and landscape development in Atlantic Equatorial Africa : a review of key sites covering the last 25 kyr. In Battarbee, R. W., Gasse, F., and Stickley, C. E., editors, *Past Climate Variability Through Europe and Africa*, number 6 in Developments in paleoenvironmental research, pages 181–194, Dordrecht, The Netherlands. Springer.
- Enquist, B. J. and Enquist, C. A. F. (2011). Long-term change within a Neotropical forest : assessing differential functional and floristic responses to disturbance and drought. *Global Change Biology*, 17 :1408–1424.
- Favrichon, V. (1998). Modeling the dynamics and species composition of tropical mixed-species uneven-aged natural forest : effects of alternative cutting regimes. *Forest Science*, 44(1) :113–124.
- Feeley, K. J., Davies, S. J., Perez, R., Hubbell, S. P., and Foster, R. B. (2011). Directional changes in the species composition of a tropical forest. *Ecology*, 92(4) :871–882.
- García-López, J. M. and Allué, C. (2011). Modelling phytoclimatic versatility as a large scale indicator of adaptive capacity to climate change in forest ecosystems. *Ecological Modelling*, 222(8) :1436–1447.
- Gourlet-Fleury, S., Cornu, G., Jéssel, S., Dessard, H., Jourget, J. G., Blanc, L., and Picard, N. (2005). Using models for predicting recovery and assessing tree species vulnerability in logged tropical forests : A case study from French Guiana. *Forest Ecology and Management*, 209(1-2) :69–85.
- Grimm, V. (1999). Ten years of individual-based modelling in ecology : what have we learned and what could we learn in the future ? *Ecological Modelling*, 115(2-3) :129–148.
- Hannah, L., Betts, R. A., and Shugart, H. H. (2011). Modeling future effects of climate change on tropical forests. In Bush, M. B., Flenley, J. R., and Gosling, W. D., editors, *Tropical Rainforest Responses to Climatic Change*, pages 411–429, Berlin. Springer-Verlag.
- Hargrove, W. W. and Hoffman, F. M. (2005). Potential of multivariate quantitative methods for delineation and visualization of ecoregions. *Environmental Management*, 34(1) :39–60.
- Hawthorne, W. (1995). *Ecological Profiles of Ghanaian Forest Trees*. Oxford Forestry Institute, Department of Plant Sciences, University of Oxford, Oxford, UK.
- Hély, C., Bremond, L., Alleaume, S., Smith, B., Sykes, M. T., and Guiot, J. (2006). Sensitivity of African biomes to changes in the precipitation regime. *Global Ecology and Biogeography*, 15(3) :258–270.

- Hulme, M., Doherty, R., Ngara, T., New, M., and Lister, D. (2001). African climate change : 1900-2100. *Climate Research*, 17 :145–168.
- IPCC (2002). *Climate change 2001 : the scientific basis*. Cambridge University Press.
- Kokkila, T., Mäkelä, A., and Franc, A. (2006). Comparison of distance-dependent and distance-independent stand growth models—is perfect aggregation possible ? *Forest Science*, 52(6) :623–635.
- Lahoreau, G., Picard, N., and Gourlet-Fleury, S. (2002). Grouping species to model forest dynamics : a case study of a forest in the Central African Republic. *Bois et Forêts des Tropiques*, 271(1) :89–100.
- Laurance, W. F., Williamson, G. B., Delamônica, P., Oliveira, A., Lovejoy, T. E., Gascon, C., and Pohl, L. (2001). Effects of a strong drought on Amazonian forest fragments and edges. *Journal of Tropical Ecology*, 17(6) :771–785.
- Leal, M. E. (2004). *The African rain forest during the Last Glacial Maximum, an archipelago of forests in a sea of grass*. PhD thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands.
- Lewis, S. L., Malhi, Y., and Phillips, O. L. (2004). Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 359(1443) :437–462.
- Liang, J. and Zhou, M. (2010). A geospatial model of forest dynamics with controlled trend surface. *Ecological Modelling*, 221(19) :2339–2352.
- Liang, J., Zhou, M., Verbyla, D., Zhang, L., Springsteen, A. L., and Malone, T. (in press). Mapping forest dynamics under climate change : a matrix model. *Forest Ecology and Management*.
- Maley, J. (1989). Late Quaternary climatic changes in the African rain forest : forest refugia and the major role of sea-surface temperature variations. In Leinen, M. and Sarnthein, M., editors, *Paleoclimatology and Paleometeorology : Modern and Past Patterns of Global Atmospheric Transport*, number 282 in NATO ASI Series. Series C : Mathematical and Physical Sciences, pages 585–616, Dordrecht, The Netherlands. Kluwer Academic.
- Malhi, Y. and Wright, J. (2004). Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 359(1443) :311–329.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and human well-being. Health synthesis*. World Health Organization, Geneva, Switzerland.
- Mulumba, J. W., Lwasa, J., and Atieno, F. (2011). Distribution of *Acacia senegal* (L.) Willd. (Fabaceae) in Uganda and its relationship to climatic factors. *African Journal of Ecology*, 49(3) :261–266.
- Namaalwa, J., Eid, T., and Sankhayan, P. (2005). A multi-species density-dependent matrix growth model for the dry woodlands of Uganda. *Forest Ecology and Management*, 213(1-3) :312–327.
- Neilson, R. P., Prentice, I. C., Smith, B., Kittel, T. G. F., and Viner, D. (1998). Annex c. simulated changes in vegetation distribution under global warming. In Watson, R. T., Zinyowera, M. C., and Moss, R. H., editors, *The Regional Impacts of Climate Change. An Assessment of Vulnerability. A Special Report of the IPCC Working Group II*, pages 439–456, New York. Cambridge University Press.
- Nepstad, D., Lefebvre, P., Lopes da Silva, U., Tomasella, J., Schlesinger, P., Solórzano, L., Moutinho, P., Ray, D., and Guerreira Benito, J. (2004). Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth : a basin-wide analysis. *Global Change Biology*, 10(5) :704–717.

- Nepstad, D. C., Veríssimo, A., Alencar, A., Nobre, C., Lima, E., Lefebvre, P., Schlesinger, P., Potter, C., Moutinho, P., Mendoza, E., Cochrane, M., and Brooks, V. (1999). Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature*, 398(6727) :505–508.
- Ngomanda, A., Neumann, K., Schweizer, A., and Maley, J. (2009). Seasonality change and the third millennium BP rainforest crisis in southern Cameroon (Central Africa). *Quaternary Research*, 71 :307–318.
- Osho, J. S. A. (1991). Matrix model for tree population projection in a tropical rain forest of south-western Nigeria. *Ecological Modelling*, 59(3-4) :247–255.
- Osho, J. S. A. (1996). Modelling the tree population dynamics of the most abundant species in a Nigerian tropical rain forest. *Ecological Modelling*, 89(1-3) :175–181.
- Ostendorf, B., Hilbert, D. W., and Hopkins, M. S. (2001). The effect of climate change on tropical rainforest vegetation pattern. *Ecological Modelling*, 145 :211–224.
- Pastor, J. and Post, W. M. (1988). Response of northern forests to CO<sub>2</sub>-induced climate change. *Nature*, 334(6177) :55–58.
- Pearson, R. G., Dawson, T. P., Berry, P. M., and Harrison, P. A. (2002). SPECIES : A spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling*, 154(3) :289–300.
- Picard, N., Mortier, F., and Chagneau, P. (2008). Influence of estimators of the vital rates in the stock recovery rate when using matrix models for tropical rainforests. *Ecological Modelling*, 214(2-4) :349–360.
- Picard, N., Ngok Banak, L., Namkoserena, S., and Yalibanda, Y. (2009). The stock recovery rate in a Central African rain forest : an index of sustainability based on projection matrix models. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(11) :2138–2152.
- Picard, N., Ouédraogo, D., and Bar-Hen, A. (2010). Choosing classes for size projection matrix models. *Ecological Modelling*, 221(19) :2270–2279.
- Prentice, I. C., Sykes, M. T., and Cramer, W. (1993). A simulation model for the transient effects of climate change on forest landscapes. *Ecological Modelling*, 65 :51–70.
- R Development Core Team (2005). *R : A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
- Richardson, D. M., Iponga, D. M., Roura-Pascual, N., Krug, R. M., Milton, S. J., Hughes, G. O., and Thuiller, W. (2010). Accommodating scenarios of climate change and management in modelling the distribution of the invasive tree *Schinus molle* in South Africa. *Ecography*, 33 :1–13.
- Rogers-Bennett, L. and Rogers, D. W. (2006). A semi-empirical growth estimation method for matrix models of endangered species. *Ecological Modelling*, 195(3-4) :237–246.
- Sable, S. E. and Rose, K. A. (2008). A comparison of individual-based and matrix projection models for simulating yellow perch population dynamics in Oneida Lake, New York, USA. *Ecological Modelling*, 215(1-3) :105–121.
- Scheiter, S. and Higgins, S. I. (2009). Impacts of climate change on the vegetation of Africa : an adaptive dynamic vegetation modelling approach. *Global Change Biology*, 15(9) :2224–2246.



- Scholze, M., Knorr, W., Arnell, N. W., and Prentice, I. C. (2006). A climate-change risk analysis for world ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(35) :13116–13120.
- Shao, G. (1996). Potential impacts of climate change on a mixed broadleaved-Korean pine forest stand : a gap model approach. *Climatic Change*, 34 :263–268.
- Shimatani, I. K., Kubota, Y., Araki, K., Aikawa, S.-I., and Manabe, T. (2007). Matrix models using fine size classes and their application to the population dynamics of tree species : Bayesian non-parametric estimation. *Plant Species Biology*, 22(3) :175–190.
- Shugart, H. H., Hopkins, M. S., Burgess, I. P., and Mortlock, A. T. (1980). The development of a succession model for subtropical rain forest and its application to assess the effects of timber harvest at Wiangaree State Forest, New South Wales. *Journal of Environmental Management*, 11(3) :243–265.
- Solomon, A. M. (1986). Transient response of forests to CO<sub>2</sub>-induced climate change : simulation modeling experiments in eastern North America. *Oecologia (Berlin)*, 68(4) :567–579.
- Stankowski, P. A. and Parker, W. H. (2011). Future distribution modelling : A stitch in time is not enough. *Ecological Modelling*, 222(3) :567–572.
- Talkkari, A., Kellomäki, S., and Peltola, H. (1999). Bridging a gap between a gap model and a physiological model for calculating the effect of temperature on forest growth under boreal conditions. *Forest Ecology and Management*, 119(1-3) :137–150.
- Usher, M. B. (1966). A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. *Journal of Applied Ecology*, 3(2) :355–367.
- Usher, M. B. (1969). A matrix model for forest management. *Biometrics*, 25(2) :309–315.
- Williamson, G. B., Laurance, W. F., Oliveira, A. A., Delamônica, P., Gascon, C., Lovejoy, T. E., and Pohl, L. (2000). Amazonian tree mortality during the 1997 El Nino drought. *Conservation Biology*, 14(5) :1538–1542.
- Zetlaoui, M. (2006). *Aspects statistiques de la stabilité en dynamique des populations : application au modèle de Usher en foresterie*. Thèse de doctorat, Université de Paris 11-Orsay, Paris.
- Zuidema, P. A., Jongejans, E., Chien, P. D., During, H. J., and Schieving, F. (2010). Integral projection models for trees : a new parameterization method and a validation of model output. *Journal of Ecology*, 98(2) :345–355.



## **Prédiction de la dynamique forestière à l'aide d'un modèle matriciel qui incorpore la variabilité de la réponse des espèces à l'environnement : Application dans une forêt tropicale humide semi-décidue d'Afrique centrale.**

En Afrique Centrale, l'exploitation de la forêt tropicale humide représente un secteur économique important pour les pays de la région, autant par les devises qu'elle rapporte que par les emplois qu'elle génère. Ces forêts sont également pour les populations locales une réserve essentielle de ressources (produits forestiers non ligneux, protéines par l'intermédiaire de la chasse). La gestion durable de ces forêts repose souvent sur des modèles de dynamique de population structurée en taille appelés aussi modèles matriciels, qui décrivent la dynamique forestière et permettent de prédire l'évolution temporelle du stock de bois. La précision des prédictions du modèle est directement liée à la précision des estimations des paramètres du modèle. Ces paramètres, appelés aussi taux vitaux, incluent les taux de croissance, de recrutement et de mortalité. Il existe deux principales sources de variabilité dans l'estimation des paramètres : la variabilité d'échantillonnage, et la variabilité environnementale. La variabilité d'échantillonnage dépend de la quantité de données disponibles pour estimer les paramètres. Comme les forêts tropicales humides ont une richesse spécifique élevée avec beaucoup d'espèces rares, la plupart des paramètres estimés pour chaque espèce ont une erreur forte. Une manière de résoudre ce problème est de regrouper les espèces ayant un comportement démographique similaire afin d'augmenter le nombre d'observations disponibles. La variabilité due à l'environnement est liée aux variations spatiales et temporelles des paramètres de transition en raison des fluctuations de l'environnement (comme le climat ou le sol). Ce type de variabilité n'est pas encore pris en compte dans les modèles utilisés par les gestionnaires forestiers. L'objectif de l'étude est d'intégrer la variabilité liée au climat (pluviosité) dans les prédictions de la dynamique forestière et de regrouper les espèces en fonction de leur réponse à la pluviosité. Dans un premier temps, nous regroupons les espèces et déterminons simultanément la relation entre les taux de croissance, de mortalité et de recrutement, et les variables climatiques, pour chacun des groupes d'espèces à l'aide d'un modèle de mélange de régressions. Les données sur lesquelles le modèle est ajusté proviennent de placettes permanentes (40 ha, 25 ans de suivi) situées à M'Baïki, en République Centrafricaine. Les placettes sont installées dans une forêt mixte semi-décidue, où le climat présente une saison sèche marquée et où la pluviosité annuelle moyenne est de 1739mm. Les variables climatiques utilisées sont la longueur de la saison sèche, la pluviosité moyenne pendant la saison sèche et la réserve en eau du sol annuelle moyenne. La réponse de la croissance, de la mortalité et du recrutement aux variables climatiques varie selon les espèces. Neuf groupes de réponse ont été déterminés pour la croissance, trois pour la mortalité et cinq pour le recrutement. Les groupes de réponse basés sur la croissance montrent une corrélation entre la réponse à la sécheresse et la tolérance à l'ombre des espèces. Dans un second temps, nous prédisons la dynamique du peuplement forestier qui intègre la variabilité des précipitations, et la variabilité de la réponse des espèces à la pluviosité. La dynamique du peuplement est prédite pour 3 scénarios climatiques : une augmentation de la sécheresse, une augmentation de la pluviosité, ou aucun changement des précipitations. La réponse du peuplement est analysée en termes d'évolution de la structure du peuplement (surface terrière et densité), et de composition relative des groupes d'espèces définis auparavant. Les analyses révèlent un gradient de réponse à la sécheresse opposant 9 espèces majoritairement pionnières, qui répondent négativement à la sécheresse, à 60 espèces majoritairement tolérantes à l'ombre qui répondent positivement. Le peuplement forestier de M'Baïki semble donc résister à la sécheresse. De plus, la réponse à la sécheresse semble pilotée par la réponse de la mortalité aux variables climatiques, les espèces tolérantes à l'ombre ayant une mortalité plus faible pendant la sécheresse, probablement grâce à l'augmentation de la luminosité dans le sous-bois résultant d'une période de défoliation des arbres décidus de la canopée plus longue pendant la sécheresse. Dans ce travail, nous avons également montré que l'exploitation augmente la proportion des espèces pionnières dans le peuplement. Par conséquent, une intensification de l'exploitation rendrait le peuplement plus sensible à la sécheresse.

**Mots-clés** forêt tropicale humide, dynamique forestière, variabilité environnementale, sécheresse, groupes d'espèces, M'Baïki République Centrafricaine.

## **Predicting forest dynamics using a matrix model that incorporates the variability in species response to environment : application to a semi-deciduous tropical rain forest of central Africa**

The management of tropical rain forests in Central Africa is an essential issue because of the economic importance of the production of timber for the country and of the resource supply to local populations (non wood forest products, proteins via hunting). The sustainable management of these forests often relies on population dynamics models for size-structured tree populations (also called matrix model) that describe forest dynamics and consequently can be used to predict the temporal evolution of the timber stock. The uncertainty on model predictions is directly related to the precision of estimation of the transition parameters of the model. These parameters, also called vital rates, include growth, recruitment and mortality rates. There are two main sources of variability in parameter estimates : sampling variability, and environmental variability. Sampling variability depends on the amount of available data. As tropical rain forests have a high number of species with many rare species, most species-specific parameter estimates have huge errors. One way to solve this problem is to group species with common behaviour to increase the number of available observations. Environmental variability is related to the spatial and temporal variations of transition parameters due to environmental fluctuations (such as climate or soil). This kind of variability is not yet considered in the models used by forest managers. In this study, we address climate variability (rainfall) in forest dynamic predictions and group species according to their response to rainfall. First, the species classification and the relation between growth, mortality and recruitment rates, and climatic covariates for each species group were simultaneously fitted using finite mixture of regression models. Data come from permanent sample plots (40 ha, 25-year monitoring) located at M'Baïki, in the Central African Republic. The plots are located in a semi-deciduous mixed forest, where the climate has a pronounced dry season and where the average annual rainfall is 1739mm. The climatic covariates used are the length of the dry season, the average rainfall during the dry season, and the annual average soil water content. The response of growth, mortality, and recruitment to climatic covariates varied among species. Nine response groups were identified for growth, three for mortality, and five for recruitment. The response groups based on growth showed a correlation between response to drought and species shade-tolerance. Second, we predicted stand dynamics which incorporates rainfall variability and variability in species response to rainfall. Stand dynamics was predicted for three climate scenarios : increase of drought, increase of rainfall, or no change in precipitation. The response of the forest stand was analyzed in terms of changes in stand structure (basal area and density), and relative composition in the species groups previously defined. The analyses showed a gradient in species drought tolerance, which opposed 9 predominantly pioneer species that responded negatively to drought, to 60 predominantly shade-tolerant species that responded positively to drought. The M'Baïki forest stand seems to be relatively drought resistant. Moreover, the response to drought seems to be driven by the mortality response to the climatic covariates, with shade-tolerant species having a lower mortality during the dry season, probably due to an increase in light availability in the understory as a consequence of a longer period of defoliation of canopy deciduous trees during drought. In this study, we also showed that logging increased the proportion of pioneer species in the stand. Consequently, an increase in logging pressure would result in a more drought-sensitive forest stand.

**Key-words** tropical rain forest, forest dynamics, environmental variability, drought, species groups, M'Baïki, Central African Republic.